

AUG 31 '60

HYDROBIOLOGIA

ACTA HYDROBIOLOGICA HYDROGRAPHICA ET
PROTISTOLOGICA

EDITORES:

Gunnar Alm
Drottningholm

U. d'Ancona
Padova

Kaj Berg
København

E. Fauré-Fremiet
Paris

Fr. Gessner
München

H. Järnefelt
Helsinki

C. H. Mortimer
Millport

G. Marlier
Congo-belge

P. van Oye
Gent

W. H. Pearsall
London

W. R. Taylor
Ann Arbor

K. Ström
Oslo

M. Uéno
Kyoto

N. Wibaut-Isebree Moens
Amsterdam

Secretary: Prof. Dr. P. van Oye
St. Lievenslaan 30 Gent Belgium



HYDROBIOLOGIA publishes original articles in the field of Hydrobiology, Hydrography and Protistology. It will include investigations in the field of marine and freshwater Zoo- and Phytobiology, embracing also research on the Systematics and Taxonomy of the groups covered. Preliminary notices, polemics, and articles published elsewhere will not be accepted. The journal, however, contains reviews of recent books and papers.

Eight numbers of the journal are published every year. Each number averages about 100 pages. Contributions must be clearly and concisely composed. They must be submitted in grammatically correct English, French, German, Italian or Spanish. Long historical introductions are not accepted. Protocols should be limited. Names of animals and plants must be given according to the laws of binominal nomenclature adopted at the recent International Congresses of Zoology and of Botany, including the author's name; it is desirable that the latter should be given in full. Measures and weights should be given in the decimal system. Every paper has to be accompanied by a short summary, and by a second one, written in an alternative language.

Manuscripts should be typewritten in double spacing on one side of the paper. The original should be sent. Original drawings should be submitted. Text figures will be reproduced by line engraving and hence should not include any shading, although figures which cannot be reproduced in this manner will be accepted if necessary. All drawings should be made on separate sheets of white paper, the reduction desired should be clearly indicated on the margin. The approximate position of text-figures should be indicated on the manuscript. A condensed title, should be cited as follows: in the text — **AHLSTROM** (1934); in the references — **AHLSTROM, E. H.**, 1934. Rotatoria of Florida; *Trans. Amer. Micr. Soc.* 53: 252—266. In the case of a book in the text — **HARVEY** (1945); in the references — **HARVEY, H. W.**: Recent Advances in the Chemistry and Biology of Sea Water, Cambridge Univ. Pr., London 1945. Author's names are to be marked for printing in small capitals, latin names of animals and plants should be underlined to be printed in italics.

The various types of printing should be indicated by underlining the words in the following way:

- ===== **CAPITALS**, e.g. for headlines; preferably *not* in the text.
- ~~~~~ or straight blue line: **SMALL CAPITALS**, e.g. *all* names of persons, both in the text and in the references.
- **heavy type**, e.g. for sub-titles; preferably *not* in the text.
- ~~~~~ or straight red line: *italics*, e.g. *all* Latin names of plants and animals, except those in lists and tables.
- - - - - **spaced type**.

Manuscripts may be sent to any member of the board of editors or directly to the secretary, Prof. Dr. P. van Oye, 30, St. Lievenslaan, Ghent, Belgium, to whom proofs must be returned after being clearly corrected. Fifty free reprints of the paper with covers will be furnished by the publishers. Orders for additional copies should be noted on the form which is enclosed with the galleyproofs.

Books and reprints are to be sent to the secretary directly.

5856-272

Révision du genre *Euplotes*, fondée sur la comparaison des structures superficielles

par

MICHEL TUFFRAU

(Centre de Recherches Hydrobiologiques, GIF sur YVETTE, (S. & O.)

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION	2
II. MATÉRIEL ET TECHNIQUES	3
TERMINOLOGIE	5
III. DESCRIPTION DU GENRE	7
Structures observées <i>in vivo</i> , 7; structures révélées par les méthodes argentiques, 11; structure nucléaire, 13; l'enkystement chez les <i>Euplotes</i> , 13.	
IV. LES CARACTÈRES SPÉCIFIQUES	14
V. LA CONTINUITÉ DES CARACTÈRES SPÉCIFI- QUES ET LEURS VARIATIONS ACCIDENTEL- LES	16
Les processus de réorganisation dorsale, 16; le cycle macronucléaire, 23; les variations exceptionnelles, 24.	
VI. DESCRIPTION DES ESPÈCES	25
<i>E. tegulatus</i> , 26; <i>E. gracilis</i> , 29; <i>E. trisulcatus</i> , 30; <i>E.</i> <i>elegans</i> , 31; <i>E. eurystomus</i> , 33; <i>E. cristatus</i> , 37; <i>E. crenosus</i> , 39; <i>E. patella</i> , 40; <i>E. vannus</i> , 43; <i>E. muscicola</i> , 45; <i>E. plumipes</i> , 47; <i>E. inkystans</i> , 50; <i>E. crassus</i> , 52; <i>E. mutabilis</i> , 54; <i>E.</i> <i>charon</i> , 57; <i>E. harpa</i> , 58.	
VII. CONCLUSIONS	62
VIII. RÉSUMÉ	72
IX. LISTE DES ESPÈCES CITÉES	73
X. BIBLIOGRAPHIE	75
(Tableaux synoptiques des espèces décrites	67 et 68.)

I. INTRODUCTION

Le genre *Euplotes*, qui a donné son nom à la famille des Euplotidae, ordre des Hypotrichida, a attiré l'attention d'un grand nombre de chercheurs: l'on doit sans doute cet intérêt soutenu non seulement à la diversité et à la fréquence de ses formes, dont la répartition géographique est vaste puisqu'on les trouve aussi bien dans l'eau de mer que dans l'eau douce et qu'il en est même d'origine muscicole, mais encore à la facilité avec laquelle on les cultive. Cependant, il existe assez peu de travaux consacrés à l'ensemble du genre.

Connu depuis fort longtemps puisque dès 1773 MÜLLER en décrivait une espèce, ce groupe d'Infusoires ne devait prendre le nom générique d'*Euplotes*¹⁾ qu'en 1838 sous le parrainage d'EHRENBERG qui en donnait alors une brève description: il l'avait d'ailleurs auparavant, en 1830, dénommé *Euploea*, terme auquel il devait renoncer celui-ci étant déjà utilisé pour un groupe de Papillons. En 1841, DUJARDIN publie quelques pages sur une dizaine d'espèces que pour sa part il décrit, d'accord en cela avec BORY (1824), sous l'appellation générale de Ploesconiens: cependant, le terme *Euplotes* devait prévaloir.

A son tour, STEIN lui consacre une courte étude en 1849 puis, en 1881, KENT tente brièvement de faire un rapport synoptique du genre et de ses espèces. MINKIEWICZ, en 1901, n'est pas beaucoup plus explicite et, malgré de nombreuses recherches faites de tous côtés sur les diverses espèces dont les descriptions se multiplient²⁾, on devra attendre le magistral travail de KAHL, en 1932, pour posséder une véritable „synopsis” du genre pris dans son ensemble: KAHL compte alors 34 espèces dont 12 créées par lui; malheureusement, ses descriptions sont souvent trop sommaires et ses figures quelquefois hâtives.

Ce n'est pas un ouvrage de la même envergure que PIERSON se proposait de faire en 1943, dans sa monographie consacrée au groupe *Euplotes patella*, mais ce mémoire a le grand mérite d'éveiller l'attention sur divers points douteux des descriptions antérieures et sur la nécessité, par suite, d'établir avec plus de rigueur, ainsi que KAHL le souhaitait déjà, les bases de la systématique du genre: la presque totalité des descriptions d'*Euplotes*³⁾ repose en effet, jusqu'à présent,

¹⁾ εϋ: bon, πλοτης: navigateur.

²⁾ Voir, à ce propos, les travaux de: CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859; FRESSENIUS, 1865; WRZESNIEWSKI, 1870; STOKES, 1888; PROWAZEK, 1903; MEUNIER, 1907; GRIFFIN, 1910; GARNJOBST, 1928; WANG, 1930.

³⁾ Exception faite toutefois pour *E. crassus* et *E. eurytomus* – décrit à tort, nous le verrons, sous le nom d'*E. patella* – dont l'excellente étude de CHATTON & SÉGUÉLA (1940) a mis en évidence les caractères que nous reconnaitrons ici comme étant permanents.

sur des caractères souvent fort imprécis ou arbitrairement choisis.

Devant ces faits et devant la difficulté que nous éprouvions nous-même à classer telle forme ici plutôt que là, il a paru nécessaire de rechercher d'abord les caractères fondamentaux, réellement spécifiques du genre, de façon à prévenir toute confusion entre les espèces⁴⁾.

Les moyens jusqu'ici mis en oeuvre s'étant montrés inopérants, restait à recourir aux techniques nouvelles. Or il se trouvait que les méthodes d'imprégnation à l'argent appliquées aux Infusoires par KLEIN en 1926 et perfectionnées en 1930 par CHATTON & LWOFF n'avaient pas encore, à notre connaissance du moins, été appliquées systématiquement à la spécification du genre *Euplotes*: leur utilisation à cet effet nous a fourni des renseignements extrêmement précieux sur la structure superficielle de ces Infusoires et sur leurs caractères fondamentaux.

Le présent travail – esquisse déjà dans une note préliminaire⁵⁾ – expose les résultats obtenus. Il débute par un rapide aperçu des diverses techniques employées et fixe la terminologie. Il présente ensuite une étude détaillée de la morphologie du genre et de ses caractères spécifiques, puis discute la continuité de ceux-ci et leurs variations accidentelles. Suit une analyse de chaque espèce, mise à sa place d'autre part dans un tableau synoptique. En conclusion, un rappel des résultats présentés; résumé final et bibliographie du sujet.

II. A) MATÉRIEL ET TECHNIQUES

a) *Récoltes*: presque tous les *Euplotes* décrits dans ce travail ont été récoltés soit en eau douce, soit en eau de mer⁶⁾: un seul (*E.*

⁴⁾ L'idée originelle de ce travail, commencé au Laboratoire d'Embryogénie Comparée du Collège de France, m'a été suggérée par M. le Professeur E. FAURÉ-FREMIET, Membre de l'Institut, à qui je tiens à exprimer tout particulièrement mon affectueuse reconnaissance: c'est à sa grande bienveillance, en même temps qu'à ses précieux et inlassables conseils non dépourvus de fécondes critiques, que je dois d'avoir pu le mener à bien.

M. le Professeur P. P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, mon Parrain au C.N.R.S., voudra bien également trouver ici l'expression de ma profonde gratitude pour la haute compétence avec laquelle il a constamment suivi et encouragé mes recherches.

Ce travail a été poursuivi et achevé au Centre de Recherches Hydrobiologiques du C.N.R.S. à Gif-sur-Yvette, où son Directeur, M. M. LEFÈVRE, m'a réservé une hospitalité dont je suis heureux de le remercier ici.

Je remercie très vivement M. le Professeur M. PRENANT qui a bien voulu me faire l'honneur de présider mon jury, et toute ma reconnaissance va aussi à M. B. POSSOMPES, Professeur au P.C.B.

Je tiens enfin à exprimer mes respectueux remerciements à M. le Professeur P. VAN OYE qui a bien voulu accepter de prendre en charge cette publication.

⁵⁾ TUFFRAU, 1954.

⁶⁾ De nombreuses stations de la région parisienne ont été prospectées à cet effet, ainsi que le littoral de Concarneau et l'Aber de Roscoff (Finistère).

musculicola) provient uniquement de mousses préalablement humidifiées dans un cristalliseur, et trois autres, qui sont demeurés introuvables *in vivo*, (*E. cristatus*, *E. plumipes*, *E. inkystans*) n'ont pu être étudiés que sur des imprégnations faites par CHATTON & SÉGUÉLA ainsi que sur des préparations obligeamment données par le Dr. J. O. CORLISS, (University of Illinois).

Dans la plupart des cas les prélèvements d'eau comportaient un mélange d'algues ou d'herbes aquatiques que nous y laissions macérer: les Infusoires étaient alors triés sous la loupe binoculaire et répartis isolément sur des lames à concavité conservées en chambre humide.

b) *Observations vitales*: Les observations *in vivo*, souvent facilitées par l'emploi d'une solution visqueuse telle que le Methocel, ont toujours précédé, dans la mesure du possible, toute espèce de fixation ou de coloration: elles ont été faites entre lame et lamelle dans les cas où une légère compression de l'animal s'imposait; dans les cas contraires – ou lorsqu'il s'agissait de voir la face ventrale de l'*Euplotes* – nous nous sommes servi avec avantage de notre dispositif d'observation en chambre à huile (TUFFRAU, 1959)

c) *Cultures*: les *Euplotes* ne posent guère de problèmes à ce sujet: Les espèces d'eau douce se cultivent très facilement en eau de blé riche en *Chilomonas* ou en Bactéries, les espèces marines en eau de mer additionnée d'un peu de levure; les cultures sont d'abord faites en lames creuses à partir d'un seul individu puis, lorsque la population y est devenue assez abondante, transvasées dans des tubes à essai qu'il suffit alors de repiquer une fois par mois.

d) *Colorations*: Nous avons utilisé efficacement, pour colorer la ciliature somatique et buccale des *Euplotes*, l'Hématoxyline de DELA-FIELD après fixation dans un mélange à parties égales d'une solution d'Acide osmique à 2% et d'Acide phosphomolybdique en solution diluée: la ciliature se détache alors en un violet plus ou moins sombre sur un cytoplasme clair et mauvé. Nous nous sommes servi également d'un autre procédé qui a l'avantage de colorer en outre les cinéties et parfois même les mailles dorsales: on fixe rapidement par les vapeurs osmiques puis, sans laver, on ajoute une goutte d'Hémalun acide de MAYER qu'on laisse agir 5 à 15 minutes environ. Au moment que l'on juge opportun, on lave à l'eau distillée et on monte au Baume: la coloration est très semblable à la précédente, mais elle est généralement moins foncée. Enfin, une simple fixation aux vapeurs osmiques ou dans le liquide de DA FANO permet souvent d'observer avec fruit, quoique temporairement, la ciliature de beaucoup d'espèces.

La réaction nucléale de FEULGEN a été presque constamment utilisée pour mettre en évidence les appareils nucléaires; cependant,

nous avons eu parfois recours à la double coloration au Vert de Méthyle-Pyronine.

Le Rouge neutre est le seul colorant vital dont nous ayons eu à nous servir.

e) *Imprégnations argentiques*: toutes les structures infraciliaires ont été étudiées à l'aide de cette méthode, telle qu'elle a été décrite et mise au point par CHATTON & LWOFF, (1930—1935). Nous lui sommes redevables de presque tous les éléments nouveaux qui ont permis ce travail, dont l'illustration, pour sa plus grande partie, n'a pu être réalisée que grâce à elle. Le fixateur uniformément utilisé a été celui de CHAMPY.

II. B) TERMINOLOGIE

Les termes que nous emploierons au cours de cette étude sont pour la plupart empruntés aux travaux de CHATTON & LWOFF: autant que possible, nous en rappellerons le sens au fur et à mesure que nous les utiliserons, mais peut-être vaut-il mieux, pour les principaux, le faire dès maintenant.

Par *cinétie*, il faut entendre l'ensemble que constitue l'alignement le long de minces cordons argyrophiles, ou *cinétodesmes*, des corpuscules basaux des cils, ou *cinétosomes*: ceux-ci peuvent, chez les Hypotriches, se grouper, hors de toute cinétie apparente, les uns contre les autres pour donner naissance à des faisceaux de cils coalescents, ou *cirres*, répartis sur la surface ventrale de l'Infusoire; il ne faut pas les confondre avec les lames vibratiles, ou *membranelles*, particulières à la région buccale.

L'ensemble des cinétosomes constitue l'*infraciliature*, ou *cinétome*, base de la *ciliature* proprement dite. L'*argyrome* comprend la totalité des fibrilles plus ou moins diverticulées, ou *argyronèmes*, qui s'inscrivent entre les diverses parties du cinétome.

En ce qui concerne, d'autre part, la dénomination individuelle des cirres suivant la place qu'ils occupent sur la face ventrale de chaque espèce, nous avons adopté la nomenclature proposée dès 1900 par WALLENGREN, de préférence à celle de CHATTON & SÉGUÉLA, plus récente (1940), mais moins claire et d'ailleurs contestable; sans vouloir discuter ici de la valeur relative de chacune d'entre elles, remarquons simplement que celle de WALLENGREN découle très logiquement de sa thèse: les cirres, chez les Hypotriches, seraient en quelque sorte les „témoins” subsistants de cinéties disparues — ce que confirme l'étude des processus de morphogénèse au cours de la division.

Nous nous appuyerons sur l'une des figures de WALLENGREN qui nous paraît à même de servir de référence quelle que soit, par la

suite, l'espèce envisagée: les lignes cotées en chiffres romains représentent les „cinéties" fictives comptées de gauche à droite, à partir de la bouche; chacune supporte le ou les cirres qui lui sont afférents, désignés cette fois par des chiffres arabes également à partir de la bouche, c'est-à-dire de bas en haut.

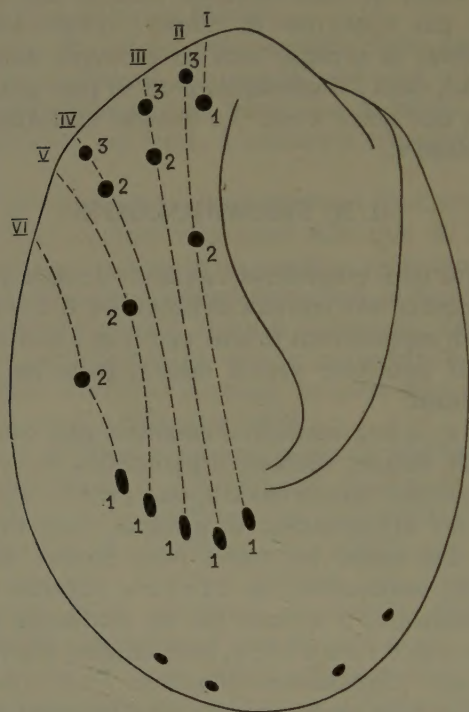


Fig. 1. La numération des cirres frontaux-ventraux et transversaux, d'après une figure de WALLENGREN (1900) (type: *E. patella*).

Le schéma donné ici (Fig. 1) est celui d'*Euplotes patella* qui ne comporte que 9 cirres frontaux-ventraux: le dixième cirre de la série ventrale, qui existe chez d'autres espèces, appartient à la cinquième rangée où il prend place au-dessus du cirre 2/V, se trouvant par là même défini comme étant le cirre 3/V. Les cirres caudaux, qu'on ne peut rattacher aux précédents, n'entrent pas dans cette nomenclature.

Au cours de ce travail, les termes droite et gauche concerneront toujours la droite et la gauche de l'Infusoire décrit: en conséquence, sauf quand il s'agira de figures dorsales, ils représenteront l'inverse de la droite et de la gauche de l'observateur.

III. DESCRIPTION DU GENRE

A. - Structure observée „in vivo”.

a) *Aspect d'ensemble*: d'une façon générale (figures 2 et 48), les *Euplotes* possèdent un corps plan-convexe plus ou moins régulièrement ovalisé. Le cytoplasme, très transparent quoique rempli de

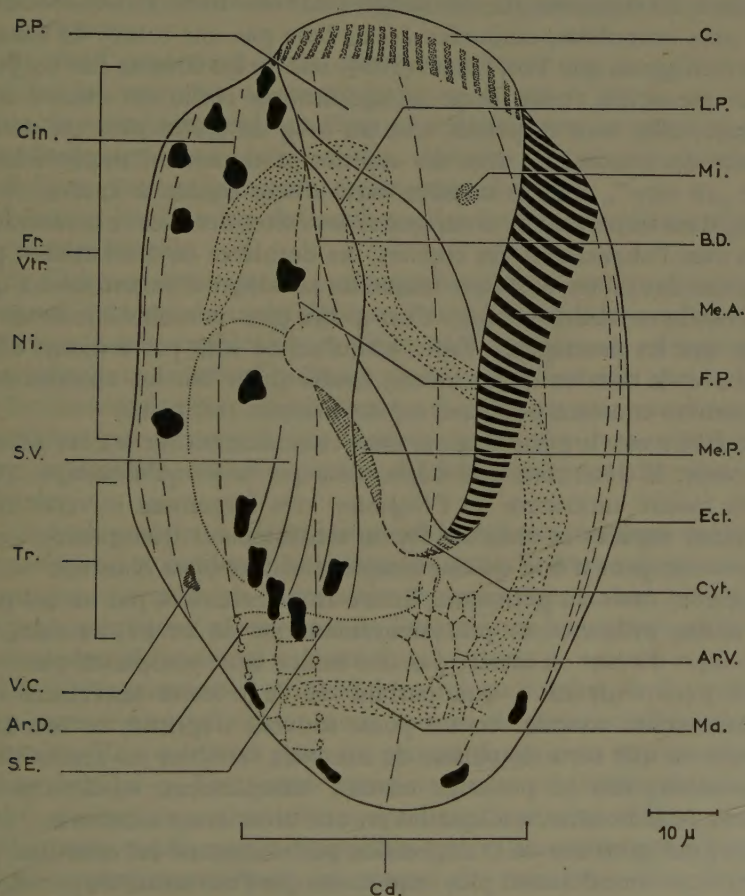


Fig. 2. Schéma général d'un *EUPLOTES* (type *E. EURYSTOMUS*: Ar. D. Argyrome dorsal; Ar. V. Argyrome ventral; B.D. Bord droit du péristome; C. Col antérieur; Cd. Cirres caudaux; Cin. Cinéties latéro-dorsales; Cyt. Cytopharynx; Ect. Ectoplasme; F.P. Fond du péristome; Fr. Vtr. Cirres frontaux-ventraux; L.P. Lèvre péristomienne; Ma. Macronucleus; Me. A. Membranelles adorales; Me. P. Membranelles parorales; Mi. Micronucleus; Ni. „Niche” péristomienne; P.P. Plaque péristomienne; S.E. Sac endoplasmique; S.V. Sillons ventraux; Tr. Cirres transversaux; V.C. vacuole contractile.

granulations diverses d'origines alimentaire, mitochondriale et même bactérienne (FAURÉ-FREMIET, 1952), est limité par une épaisse pellicule ectoplasmique hyaline qui confère à toutes les espèces une semi-rigidité bien caractéristique.

La surface ventrale, plane ou légèrement concave, définie par la présence de l'appareil buccal, comporte seule la ciliature proprement dite, tandis que la surface opposée – ou dorsale – généralement bombée, ne supporte que des rangées de soies fines. Celles-ci sont à peu près immobiles, entourées à leur base par une rosace de bâtonnets réfringents que VON GELEI (1934) interprète comme des corpuscules sensoriels, mais dont la signification réelle est encore mal connue; elles sont disposées tout au long de crêtes plus ou moins accentuées concordant avec des cinéties pratiquement impossibles à voir „*in vivo*”, dont le nombre varie d'une espèce à l'autre. A ce sujet, il est important de noter que si les crêtes dorsales se confondent bien avec l'alignement des cinéties, ces dernières ne déterminent pas toujours des crêtes dorsales, lesquelles se voient d'autant mieux que l'Infusoire est moins gonflé – c'est-à-dire plus ou moins à jeun: de là vient que les descriptions faites jusqu'ici ne sont pas toujours d'accord avec le nombre de ces crêtes, tandis qu'en fait les cinéties sont en nombre constant pour une espèce donnée. (cf: p. 12)

b) *Péristome*: le péristome est situé ventralement sur le côté gauche du corps. Il détermine une dépression qui va jusqu'à occuper plus de la moitié antérieure de l'*Euplotes*: très largement ouverte chez certaines espèces et alors de forme sensiblement triangulaire, cette dépression peut n'être qu'une simple gouttière chez d'autres.

Le côté droit du péristome, limité antérieurement par un col plus ou moins prononcé et postérieurement par la cavité buccale, est recouvert d'avant en arrière par une mince lame ectoplasmique – ou lèvre péristomienne – qui, partant de l'extrémité antérieure des membranelles adorales en un point souvent déprimé, se recourbe ensuite en une sorte de palette de contours variables au-dessus de la dépression; elle se prolonge ensuite ventralement au-dessous du niveau de la bouche, quelquefois en une crête assez accentuée.

Le fond antérieur de la dépression péristomienne est constitué par une plaque unie d'autant plus importante que l'ouverture du péristome est plus grande: cette plaque, descendant en pente douce du bord gauche de celui-ci, s'interrompt à mi-chemin, chez certaines espèces, en une cassure sinueuse bien délimitée qui n'est en fait que l'arête provoquée par sa brusque invagination vers la cavité buccale.

c) *Ciliature buccale*: le côté gauche de la dépression péristomienne est bordé par une frange de fortes membranelles – ou membranelles adorales – qui, partant du coin antérieur droit du péristome contourment dorsalement le col de l'Infusoire pour revenir ventralement

en diagonale, de gauche à droite, vers le cytopharynx où elles s'invaginent jusqu'au cytostome. Ces membranelles sont supportées par des bases réfringentes en forme de bandes plus ou moins larges, chacune représentant 3 rangées de cinétosomes d'où proviennent les cils dont l'agglomérat constitue la membranelle; généralement arquées, ces bandes sont parallèles et d'autant plus courtes qu'elles sont plus proches d'une des extrémités de la frange: en sorte que les plus longues, qui sont aussi les plus fortes, longent l'extrême gauche du péristome.

Au fond postérieur de la cavité buccale, et sur le côté droit à toucher le cytostome, se trouve disposée, en arc de cercle, une autre série de membranelles, beaucoup plus petites que les premières, et plus coalescentes sans qu'il y ait lieu toutefois de parler de membrane ondulante: ce sont les membranelles parorales.

L'une et l'autre série de membranelles représentent l'ensemble de la ciliature buccale.

d) *Ciliature somatique*: La ciliature somatique se répartit en trois groupes distincts de cirres épais et longs, susceptibles parfois de se dilacerer à leur extrémité, et dont les Infusoires se servent pour „marcher” sur le substrat: disons tout de suite à ce sujet que le mode de locomotion le plus courant chez les *Euplotes* est une marche rapide procédant par à-coups et que la nage, qui est plus rare et alors souvent hélicoïdale, résulte surtout du battement des membranelles adorales.

Les trois groupes de cirres seront ici dénommés frontaux-ventraux, transversaux et caudaux. Les cirres frontaux-ventraux sont toujours au moins au nombre de 9; certaines espèces en possèdent 10: ils sont disposés en général par rangées de 3 successives, et en biais sur la face ventrale immédiatement à droite du péristome.

Les cirres transversaux, invariablement au nombre de 5 – sauf de très rares exceptions dont nous aurons à parler ultérieurement (Chapitre V) – trouvent place un peu au-dessous du cytostome et à droite de celui-ci. Les quatre premiers cirres, en partant de là, sont étagés d'avant en arrière suivant une ligne fortement oblique relevée sur la droite, tandis que le cinquième, généralement un peu à part, se trouve approximativement au niveau du troisième. Ces 5 cirres transversaux sont situés près de l'extrémité postérieure de 4 courtes crêtes ventrales plus ou moins marquées, et de part et d'autre de celles-ci dans les rainures – ou sillons – qu'elles délimitent.

Les cirres caudaux, disposés d'une façon assez espacée près du bord postérieur du corps de l'Infusoire, sont le plus souvent au nombre de 4 mais, chez au moins 4 espèces (*E. inkystans*, *E. crassus*, *E. mutabilis*, *E. charon*), peuvent être de 5 à 8 cirres: par contre, nous n'avons jamais rencontré d'espèce n'en possédant que 3, comme

KAHL indique l'avoir observé chez *E. moebiusi* (= *E. charon*) et chez *E. elegans*.

e) *Structures endoplasmiques*: de chacune des bases ciliaires de la face ventrale émanent des fibres intracytoplasmiques: elles se répartissent par groupes de 2 ou 3 sous forme de courts faisceaux plus ou moins divergents à partir des cirres frontaux-ventraux et des cirres caudaux, et en fibres isolées – plus épaisses que les précédentes – à partir des cirres transversaux; les 5 fibres issues de ces derniers convergent ensemble vers un point situé à l'extrême droite du col antérieur: c'est là que devrait se trouver le „motorium” de YOCUM (1918) que, comme TURNER (1933) et après lui CHATTON & SÉGUÉLA (1940) nous n'avons pu observer. Effectivement, ROTH a montré (1957), à l'aide du microscope électronique, que le „motorium” n'était qu'une „région” où les filaments convergents s'entrelacent étroitement. Ce système fibrillaire complexe a donné lieu à de nombreuses interprétations dont aucune ne semble véritablement satisfaisante: appareil neuromoteur pour YOCUM, système contractile pour GRIFFIN (1910), simple dispositif de soutien pour JACOBSON (1931), cet ensemble fibrillaire a été réétudié par TURNER dans ses rapports possibles avec le système argyrophile ectoplasmique. Nous pensons, quant à nous, qu'il ne faut voir là que de simples racines ciliaires, ou cinétorhyzes.

A droite des 5 cirres transversaux et un peu au-dessous à l'écart de ceux-ci, se trouve une vacuole contractile.

Sur le pourtour ventral de certaines espèces telles que *E. patella* et *E. eurystomus*, on peut voir de petites rosaces analogues à celles que l'on observe le long des crêtes dorsales, et il est à noter que des rosaces semblables peuvent se grouper à la base même des cirres comme auprès de celles des membranelles adorales: elles sont constituées, là aussi, par des amas de bâtonnets fortement réfringents et bien visibles *in vivo*, rayonnant autour d'un centre apparemment vide.

Les particules alimentaires ingérées par les *Euplotes* ne forment pas, comme chez d'autres Ciliés, une suite de vacuoles, mais elles sont groupées dans un „sac” post-buccal – ou „sac endoplasmique” de HAMMOND (1937) – qui se distend suivant l'abondance de la nourriture jusqu'à occuper toute la moitié antérieure droite de l'Infusoire, parallèlement au péristome dont il parvient à repousser quelque peu les parois du fond droit: il descend même alors au-dessous du niveau buccal. Lorsque ce sac endoplasmique est plein il fait, dans le corps de l'*Euplotes*, une tache sombre en contraste marqué avec le reste du cytoplasme qui est translucide ou faiblement granuleux.

B. Structures révélées par les méthodes argentiques.

Toute la surface du corps des *Euplotes* est recouverte par un réseau invisible *in vivo* de fibrilles argyrophiles, ou argyronèmes, dans lequel s'inscrivent les bases des formations ciliaires.

a) *Argyrome*: les argyronèmes de la face ventrale composent entre eux des mailles polygonales plus ou moins régulières dont les dimensions et la forme varient non seulement suivant la taille de l'Infusoire mais encore suivant leur emplacement⁷⁾: grandes et généralement allongées sur tout la partie frontale de l'*Euplotes*, dans la région antérieure du péristome et immédiatement au-dessous du niveau de la bouche, elles sont petites et plus circulaires, par contre, à l'approche du cytostome et autour du pore de la vacuole contractile. Tout se passe comme si la surface ventrale de l'*Euplotes* comportait primitivement un réseau de mailles à peu de chose près égales entre elles, mais qui auraient subi des étirements, des resserrements, des orientations dérivant du „modelage” de l'Infusoire lors de sa morphogénèse... et c'est à vrai dire ce qui se passe, comme en témoignent les images de divisions observées si justement par CHATTON & SÉGUÉLA.

Un des étirements les plus caractéristiques que l'on puisse voir chez un *Euplotes* est celui qui concerne les mailles de l'argyrome comprises entre les cirres frontaux et les cirres transversaux, particulièrement entre le cirre frontal 2/III et le cirre transversal 1/IV: à cet endroit, les argyronèmes sont tellement orientés suivant un axe longitudinal qu'ils arrivent le plus souvent à être eux-mêmes bout à bout, comme s'ils ne formaient qu'une seule fibrille. Par ailleurs, le pore de la vacuole contractile apparaît comme une sorte de pôle d'attraction des mailles du réseau argyrophile, si l'on en juge par la disposition concentrique de celles-ci autour de lui et par leur resserrement très particulier à son niveau: si bien que l'aspect le plus courant du réseau en ce point évoque presque à coup sûr l'image d'une toile d'araignée dont le pore en question serait le centre.

Dorsalement il n'en va pas tout à fait de même: d'une part la disposition des mailles entre les cinéties est sensiblement la même partout – encore que ces mailles puissent être plus ou moins grandes suivant qu'elles sont à plus ou moins grande distance des bords de l'Infusoire – d'autre part cette disposition dépend de l'espèce

⁷⁾ Remarquons à ce propos qu'il nous a été impossible de voir le réseau à petites mailles, dénommé „réseau secondaire” par CHATTON & SÉGUÉLA (1940), au-dessous de celui que nous décrivons; il ne nous semble pas exclu qu'il s'agit là d'un „artefact”.

considérée. En effet, ce qui est remarquable c'est la constance – malgré quelques irrégularités toujours dues à des bifurcations provenant de réorganisations encore inachevées (cf: chapitre V) – du dessin général de l'argyrome dans chaque espace intercinétien; ce dessin peut être assez complexe ou au contraire très simple, suivant le nombre de mailles, la façon dont elles se relient entre elles, et la présence ou non d'une, de deux ou de trois fibrilles parallèles aux cinéties qu'elles viennent affronter.

b) *Cinéto*me: les divers éléments de soutien de la ciliature que révèle l'imprégnation argentique, comprennent les plaques basales des cirres, celles des membranelles adorales et parorales, ainsi que les corpuscules dorsaux supportant les soies. Chaque cirre, comme chaque membranelle, est issu d'une plage granuleuse représentant un ensemble de cinétosomes distincts, souvent accompagnés d'un ou de deux cinétosomes plus gros (cinétosomes primaires de CHATTON & SÉGUÉLA), auxquels se trouvent généralement accolées les petites rosaces de bâtonnets citées précédemment: les membranelles ont des bases allongées en forme de bandes étroites, tandis que les cirres possèdent des bases polygonales variables couvrant tout ou partie de l'intérieur d'une maille de réseau, celles des 5 cirres transversaux étant le plus souvent rectangulaires du fait de l'alignement parallèle très régulier des cinétosomes qui les constituent.

Les corpuscules basaux des soies dorsales sont disposés le long d'un fin cinétodesme qui ne diffère en rien, apparemment, des autres fibrilles argyrophiles du réseau. Ces corpuscules se présentent comme de petits granules de structure hétérogène, où le cinétosome apparaît au centre d'un corpuscule plus volumineux dont les bords tirent vers le noir – le „cinétoplaste” de CHATTON & LWOFF (1931), le „basal Ring” de VON GELEI (1934). Bien que les soies qu'ils supportent ne puissent être confondues avec des cils vibratiles, du fait de leur manque de souplesse et de leur quasi-immobilité, on peut considérer que leurs alignements longitudinaux représentent de vraies cinéties: celles-ci occupent une position avant tout dorsale mais, à droite comme à gauche, les deux plus extrêmes se trouvent déportées soit sur les côtés proprement dits, soit, plus souvent même, sur les bords de la face ventrale; malgré cette opposition apparente, nous ne distinguerons là qu'un seul ensemble de cinéties – dénommées alors cinéties latéro-dorsales – et c'est leur nombre global qui sera envisagé pour chaque espèce: ce nombre est en effet toujours le même pour chaque individu d'une espèce donnée.

C.- Structure nucléaire.

L'appareil nucléaire des *Euplotes* comporte un macronucleus et un micronucleus qui sont l'un et l'autre à peu près invisibles *in vivo*: les diverses colorations nucléaires les mettent facilement en évidence, notamment la méthode de FEULGEN. (Fig. 2).

Le macronucleus apparaît comme un ruban, ou une bande assez étroite mais longue, plus ou moins contournée, épaisse ou aplatie suivant les espèces, fortement colorée après hydrolyse par le réactif de SCHIFF, le plus souvent peu vacuolisée et montrant des granulations chromatiques d'importance variable. Cette bande affecte, chez toutes les espèces en période d'interscission, une disposition générale que la plupart des auteurs ont comparée à celle d'un „C” ouvert sur la droite de l'*Euplotes* – c'est-à-dire dans une position inversée par rapport à l'observateur qui regarde l'Infusoire par la face ventrale (se reporter aux figures). Cette forme en „C” prête à des variantes plus ou moins complexes suivant les espèces, qui possèdent chacune un macronucleus caractéristique dont l'aspect général est constant bien que les contours puissent en être irréguliers.

Le micronucleus est généralement assez petit, exception faite pour celui de *E. tegulatus*, n. sp., et pour celui de *E. aberrans* DRAGESCO, 1960: sphérique ou oblong, il occupe une position plus ou moins distante de quelques μ du noyau, encore que chez certaines espèces il soit tout à fait accolé à ce dernier; mais dans tous les cas, il se trouve sensiblement disposé au niveau de son tiers antérieur et sur sa gauche.

D.- L'enkystement chez les Euplotes.

Comme beaucoup d'Infusoires ciliés, certains *Euplotes* peuvent s'enkyster; sans oser affirmer que tous en sont capables puisqu'aussi bien nous n'avons pu examiner les kystes que chez quatre espèces⁸⁾ il est cependant assez probable que la plupart des espèces sont à même d'opérer, sous certaines conditions, le processus que nous allons décrire succinctement⁹⁾: bien que ce soit là sortir apparemment de notre sujet, il est nécessaire de montrer les différents aspects sous lesquels les *Euplotes* peuvent se présenter.

L'enkystement dépend généralement de la dessiccation du milieu en période de sécheresse ou de la privation de toute nourriture, mais,

⁸⁾ *E. elegans*, *E. muscicola*, *E. inkystans* et *E. charon*; des kystes semblables avaient déjà été décrits chez *E. charon* (MOBIUS, 1888, sous le nom de *E. harpa*; BUTSCHLI, 1889; GARNJOBST, 1928, sous le nom de *E. taylori*) ainsi que chez *E. harpa* (MELANT, 1922 . . . si sa détermination est correcte).

⁹⁾ Nous renvoyons, pour plus amples détails, à l'étude dont nous nous inspirons pour ce résumé: FAURÉ-FREMIET, GAUCHERY & TUFFRAU, 1954).

au moins chez *Euplotes muscicola*, il peut aussi être de règle après la conjugaison pour chacun des ex-conjoints. Dans les deux cas, et c'est ce qui nous intéresse ici, le processus est le même, tout comme l'aspect final.

Examiné vivant, un *Euplotes* enkysté apparaît à l'intérieur des membranes kystiques (fig. 49) comme une petite masse à peu près sphérique dépourvue de tout organite vibratile; l'imprégnation à l'argent permet de constater que seule la surface dorsale est visible sans que pour cela la moindre dédifférenciation ait modifié la surface ventrale: résultat de l'invagination de cette dernière au plus profond de l'Infusoire, par suite du repliement complexe autour d'elle de la face dorsale; un certain nombre de cinéties, comme aspirées, disparaît à l'intérieur du kyste ainsi formé (fig. 3).

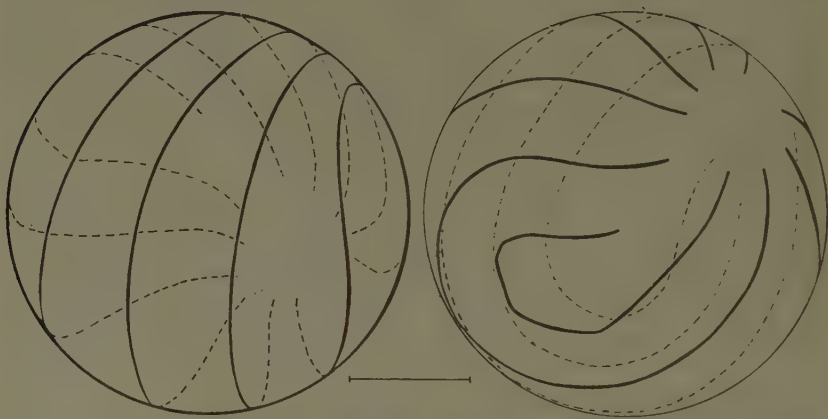


Fig. 3. Schémas de la disposition des cinéties à la surface d'un kyste d'*E. muscicola* (d'après FAURÉ-FREMIET, GAUCHERY, TUFFRAU, 1954).

Quelle que soit l'espèce, la disposition des cinéties à la surface demeure la même, seul le nombre apparent diffère: on notera cependant que les mailles de l'argyrome dorsal ne sont aucunement affectées par cette suite de phénomènes, ce qui permet d'identifier, au moins très approximativement, l'espèce dont on observe le kyste (voir chapitre suivant).

IV. LES CARACTÈRES SPÉCIFIQUES

Quels sont, maintenant, les critères permettant une discrimination systématique des espèces d'*Euplotes*? Dans l'étude générale du genre qui précède, nous avons pu constater que, parmi tous les caractères décrits, beaucoup, sans être négligeables, sont susceptibles de se présenter de façon très variable: nous avons vu que l'état ali-

mentaire de chaque individu d'une espèce commune influait sensiblement sur sa forme, sur le nombre et la disposition de ses crêtes dorsales, sur le dessin de l'ouverture du péristome qui peut être plus ou moins modifié par l'extension du sac endoplasmique, lui-même dépourvu de contours fixes. La taille peut varier dans les mêmes conditions. D'autres détails, qui pourraient paraître plus constants, comme la forme de la lèvre péristomienne ou celle du col antérieur, dépendent en grande partie aussi de la turgescence de l'Infusoire en un moment donné.

Aucun des éléments précédents ne peut donc fournir un moyen sûr de distinguer une espèce d'une autre puisque, pour une même espèce, chacun d'eux se présente déjà sous des aspects divers: l'interprétation trop stricte de ce genre de caractères a suscité d'ailleurs la création, autour de formes connues, de nombreuses variétés, dont il suffit de cultiver chacune à partir d'un seul individu pour reconnaître qu'en fait elles se relient les unes aux autres: *Euplotes patella* MÜLLER, par exemple, apparaît souvent dans un même clône (PIERSON, 1943; TUFFRAU, 1954) sous différents aspects selon l'importance de ses crêtes dorsales ou l'étalement plus ou moins prononcé de son côté gauche. Des phénomènes analogues s'observent chez toutes les espèces.

Il devient donc nécessaire de rechercher s'il existe des caractères stables reconnaissables dans le genre tout entier et ne présentant cette fois plus que des variations d'ordre purement évolutif qui ne puissent, en aucun cas, altérer leur homogénéité spécifique.

Tous les auteurs qui ont traité des *Euplotes* se sont accordés à souligner l'importance, au point de vue systématique, du nombre et de la disposition des formations ciliaires ventrales, et ils ont généralement admis que les noyaux possédaient une forme propre à chaque espèce: ces remarques sont très justes. Mais elles ne suffisent pas, à notre sens, à fonder une discrimination satisfaisante entre toutes les espèces observées: plusieurs parmi celles-ci possèdent en commun, par exemple, 10 cirres frontaux-ventraux, d'autres ont des noyaux de forme assez voisine, une confusion serait donc possible si de nouveaux éléments n'intervenaient pas.

Or, en étudiant la morphologie générale du genre *Euplotes*, et particulièrement les structures observées à l'aide des imprégnations argentiques au cours de leur morphogénèse, il nous a paru que au moins deux autres caractères se retrouvaient dans tous les individus de l'espèce considérée et ne se retrouvaient que chez eux:

- le dessin tracé par les mailles de l'argyrome dorsal;
- le nombre constant des cinéties latéro-dorsales.

Dès lors qu'on utilise ces nouveaux éléments conjointement aux

anciens, il devient possible d'établir une véritable „clé” pour l'ensemble du genre, l'expérience ayant montré qu'un de ces éléments au moins diffère toujours entre deux espèces.

Nous proposons par conséquent d'admettre, pour le genre *Euplotes*, les caractères spécifiques fondamentaux suivants:

- 1) Le nombre des cinéties latéro-dorsales.
- 2) La disposition des mailles du réseau argyrophile dorsal.
- 3) Le nombre des cirres frontaux-ventraux, choisis parmi les autres cirres comme étant les plus distinctifs.
- 4) La forme du macronucleus.

V. LA CONTINUITÉ DES CARACTÈRES SPÉCIFIQUES ET LEURS VARIATIONS ACCIDENTELLES

Nous avons établi qu'un certain nombre de caractères subissent des modifications temporaires, diverses, et nous les avons en conséquence considérés comme secondaires. Mais ces variations ne doivent en aucun cas être confondues avec les réorganisations périodiques que subissent les caractères retenus comme spécifiques.

En effet, ces réorganisations périodiques présentent successivement – du moins en ce qui concerne le dessin des mailles du réseau argyrophile dorsal et la forme du macronucleus – divers aspects qui risquent, si on les isole les uns des autres pour les soumettre à un examen en quelque sorte statique, d'infirmes les principes de classification adoptés dans ce travail.

Cette confusion ne sera plus possible, croyons-nous, si l'on veut bien examiner dans leur déroulement continu, comme nous allons le faire, les modifications auxquelles donne régulièrement lieu la réorganisation dorsale, puis le cycle macronucléaire; nous verrons, pour terminer, l'importance qu'il faut attribuer aux très rares variations accidentelles que l'on constate parfois dans le nombre des cirres de la face ventrale et dans celui des cinéties.

A. Les processus de réorganisation dorsale.

Nous avons constaté que le dessin tracé par les mailles de l'argyrome dorsal était propre à chaque espèce; nous avons montré (chapitre III, page 12) comment ce dessin pouvait être simple ou complexe suivant la présence d'une, de deux ou de trois fibrilles disposées longitudinalement entre chaque cinétie: quel qu'il soit, l'ensemble de ce réseau possède un aspect très régulier dont les figures dorsales de ce travail peuvent donner une idée. Or, sur une

forte majorité d'individus observés, on constate qu'au sein même de cette régularité – et sans que le dessin général en apparaisse véritablement modifié – des bifurcations plus ou moins nombreuses, des sinuosités plus ou moins marquées perturbent l'ordonnance de ce réseau: quel est alors le schéma fondamental?

En fait, la „clé” de détermination dont nous avons parlé à la fin du chapitre précédent n'est évidemment utilisable que pour des individus parvenus à l'état adulte, encore que la connaissance des processus de réorganisation après division qui affectent les caractères permette, la plupart du temps, de reconnaître, dès le premier stade de l'évolution, l'espèce à qui l'on a affaire.

La morphogénèse de la face ventrale a été minutieusement décrite à l'aide des techniques d'imprégnation à l'argent par CHATTON & SÉGUÉLA en 1940, et nous n'y reviendrons que pour rappeler seulement, d'après ces auteurs, que les nouveaux cirres se forment, au cours de la bipartition, à partir de cinétosomes erratiques provenant de la base des cirres primitifs; ils se distribuent, par dédoublement, en nombre égal entre le proter¹⁰⁾ et l'opisthe sur lesquels leur multiplication en plaques basilaires reconstitue les nouveaux cirres pendant qu'au fur et à mesure disparaissent les anciens (figs. 55 et 56): ce processus s'accompagne en même temps de la formation d'un second réseau argyrophile qui, au cours de son extension, se substitue au premier.

Les deux individus issus d'une telle division possèdent ainsi une face ventrale qui – morphologiquement parlant – est achevée au moment même de leur séparation et n'a plus qu'à s'accroître: or, la réorganisation de la face dorsale est loin d'être synchronisée.

Nous avons constaté – comme CHATTON & SÉGUÉLA, puis BONNER (1954) l'indiquaient déjà – que la réorganisation de l'argyrome dorsal n'était jamais terminée lorsque le proter et l'opisthe se séparent. Bien plus, nous avons trouvé que, dans certains cas, la division suivante peut affecter l'un ou l'autre avant cet achèvement.

VON GELEI (1934), et à sa suite KLEIN (1936) puis CHATTON & SÉGUÉLA ont montré que, postérieurement à la multiplication d'un certain nombre de cinétosomes équatoriaux le long des cinéties dorsales, un néo-réseau aux mailles petites et serrées s'accroissait au niveau de chaque chaîne de corpuscules ainsi formée jusqu'à remplacer peu à peu l'ancien réseau par absorption progressive, pensaient-ils, de celui-ci. C'était décrire un peu vite un phénomène complexe.

Il est tout d'abord inexact de dire que le nouveau réseau se sub-

¹⁰⁾ Rappelons, d'après la terminologie de CHATTON & LWOFF, que le terme de „proter” désigne l'individu antérieur issu d'une division, l'individu postérieur étant „l'opisthe”.

stituée à l'ancien: le proter et l'opisthe emportant l'un et l'autre une moitié de l'individu initial, le néo-réseau a seulement pour fonction de remplacer sur chacun la partie manquante en se raccordant simplement à l'ancien réseau: ce dernier demeure inchangé partout où il a été respecté.

D'autre part, plusieurs cas sont à envisager, selon le degré de complexité du réseau dorsal à reconstituer, c'est-à-dire selon qu'il doit ou non comporter des fibrilles longitudinales intercinétiques: au cours de l'accroissement du nouveau réseau, celui-ci présente une limite plus ou moins méridienne (fig. 4, I et II; fig. 7, I) qui doit finalement s'intégrer au dessin spécifique sans l'enrichir d'une fibrille inutile si primitivement il n'en existe pas – type *E. crassus*, par exemple – ou, dans le cas contraire, se confondre avec au moins une des fibrilles préexistantes à la division – type *E. patella*.

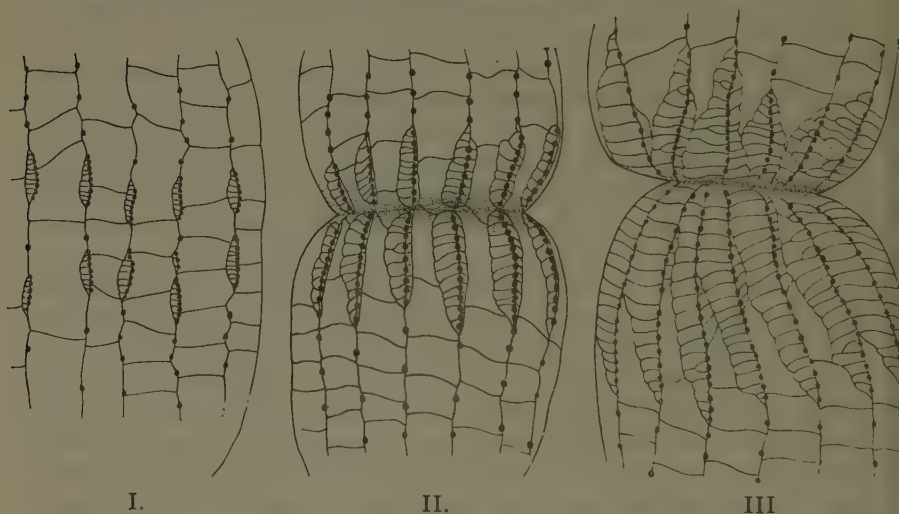


Fig. 4. La réorganisation de l'argyrome dorsal chez *Euplotes crassus*. I: les néo-réseaux apparaissent le long de chaque chaîne de cinétosomes et croissent de droite à gauche; II: un début d'accroissement vers la droite se résorbe, les nouvelles mailles se développent; III: les bords intercinétiques des néo-réseaux s'alignent sur les cinéties.

Nous avons choisi d'étudier d'abord ces phénomènes d'accroissement et d'intégration du néo-réseau dans ce qui reste de l'ancien après division chez une espèce marine, *E. crassus*, en raison de la simplicité de son réseau dorsal; nous avons pu ensuite, en connaissance de cause, rechercher, sur les espèces à réseau plus complexe, les stades correspondants.

Euplotes crassus possède dix cinéties latéro-dorsales reliées entre elles par des séries d'argyronèmes transversaux, ce qui détermine

une sorte de „dallage” régulier (fig. 37): cette disposition, qui est celle que nous devons retrouver après l'achèvement total de la réorganisation, implique qu'aucune fibrille annexe ne doit subsister en travers desdits argyronèmes.

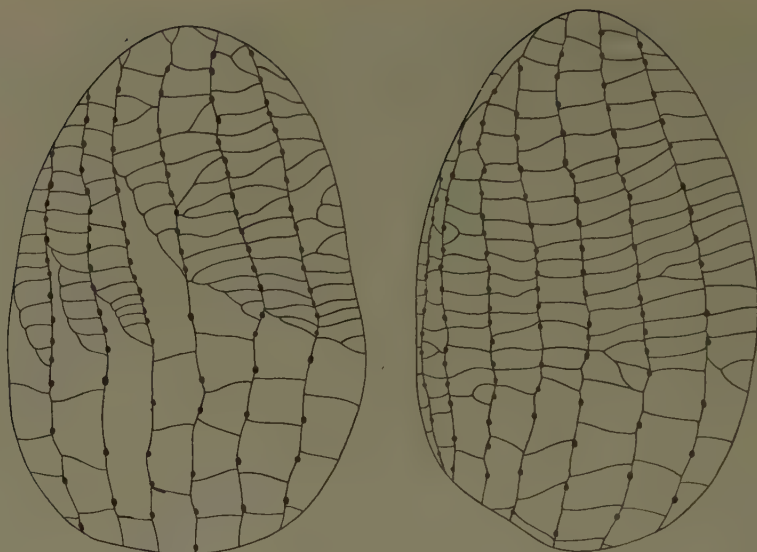
Au moment où, après multiplication des cinétosomes équatoriaux, les néo-réseaux commencent à apparaître, on constate qu'ils s'accroissent uniquement sur la gauche de chaque cinétie (fig. 4, I) un début d'accroissement sur la droite étant rapidement résorbé. Cette croissance unilatérale est très importante à noter car, s'il en était autrement (si elle se faisait de part et d'autre des cinéties) il adviendrait que les deux bords opposés des néo-réseaux voisins s'affronteraient dans l'espace intercinétien et que même la fusion des deux en un seul créerait une fibrille supplémentaire parfaitement insolite.

L'accroissement progressif de chaque néo-réseau (il y en a autant que de cinéties) montre les mailles de ceux-ci gagnant de proche en proche et de droite à gauche sur la cinétie voisine (fig. 4, II) jusqu'à confondre leurs bords avec l'axe de celle-ci (fig. 4, III): cette croissance est d'autant plus rapide qu'elle se fait plus près du niveau correspondant à la scission de l'individu primitif – antérieurement pour l'opisthe, postérieurement pour le proter.

Au cours de leur mise en place qui se fait symétriquement sur chaque individu, les nouvelles mailles argyrophiles s'étagent donc plus ou moins les unes derrière les autres (fig. 5, IV), ce qui suscite momentanément des bifurcations et des sinuosités variées au niveau équatorial: nous retrouvons de cette manière les irrégularités dont nous parlions au début de ce chapitre – qui ne sont autres, nous le voyons, que quelques-unes des phases de la réorganisation de l'argyrome après division.

A ce stade, le néo-réseau se distingue encore de l'ancien par le resserrement de ses mailles (fig. 5, V): l'accroissement final d'un *Euplotes* en post-division se fait donc seulement sur la moitié antérieure s'il s'agit d'un opisthe, (fig. 6, VI), sur la moitié postérieure s'il s'agit d'un proter (fig. 6, VII). La réorganisation dorsale peut être considérée comme terminée lorsque, toutes traces de bifurcations ou de sinuosités ayant disparu, toutes les mailles sont d'écartement égal en sorte que la simplicité première du réseau réapparaît.

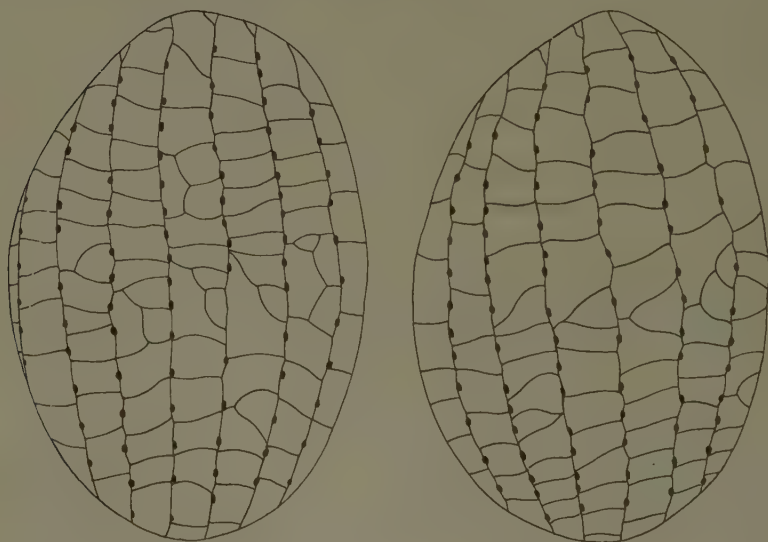
Le cas de *Euplotes crassus* est celui de trois autres espèces (cf. tableaux synoptiques) et représente le processus de réorganisation le plus simple: en fait ce processus est pratiquement le même chez les espèces ayant un réseau dorsal plus complexe, à ceci près cependant que les néo-réseaux s'accroissent alors de part et d'autre des cinéties de façon que l'affrontement de leurs mailles en regard concorde avec l'alignement des fibrilles intercinétiennes – chez *E. patella*, par exemple (fig. 7, I et II) – ou recrée, par leurs croissances



IV.

V.

Fig. 5. La réorganisation de l'argyrome dorsal chez *Euplotes crassus*. IV: „Etagement” des mailles du néo-réseau en croissance sur un opisthe; V: le néo-réseau est en place, mais ses mailles sont encore resserrées.



VI.

VII.

Fig. 6. La réorganisation de l'argyrome dorsal chez *Euplotes crassus*. VI: Opisthe en achèvement; VII: proter au même stade.

inégales, l'imbrication des mailles primitives – chez *E. gracilis*, *E. elegans* et *E. muscicola*.

Dans tous les cas, ces phénomènes de réorganisation concourent à restituer sur chaque individu provenant d'une division le caractère dorsal qui est propre à l'espèce: par suite, toute irrégularité dans le dessin des mailles argyrophiles doit être considérée comme l'indice d'une réorganisation en cours, et non d'une variation.

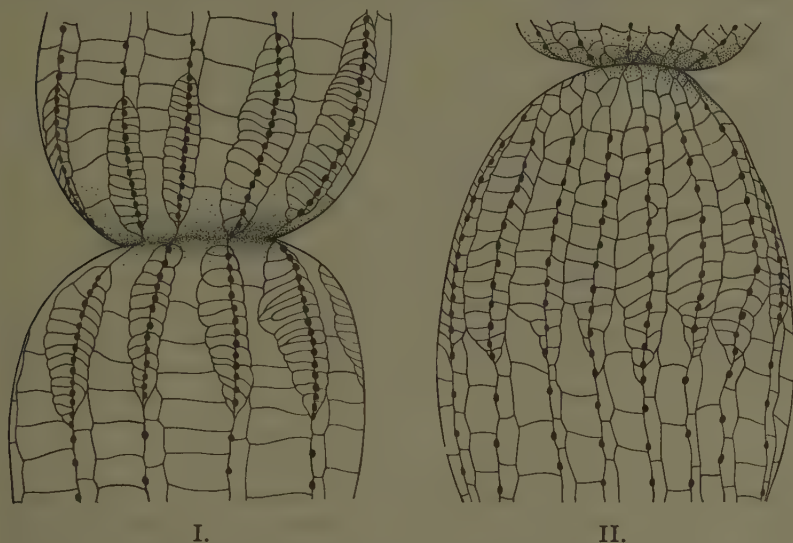


Fig. 7. La réorganisation de l'argyrome dorsal chez *Euplotes patella*. I: croissance des néo-réseaux de part et d'autre de chaque cinétie; alignement des mailles droites sur la fibrille intercinétienne du réseau primitif; II: les mailles gauches rejoignent celles de droite, recréant la fibrille méridienne; le néo-réseau est en partie réalisé, et n'a plus qu'à s'accroître en achevant sa mise en place.

Cette dernière remarque nous a conduit à observer sur des clones cultivés à des températures différentes – notamment avec *E. eury-stomus* et *E. patella* – que le rythme des processus de division était totalement indépendant des processus de réorganisation dorsale que nous venons de décrire: de 5°C à 24°C, le taux des divisions augmente sans que s'accroisse pour cela la vitesse de réorganisation, si bien qu'il peut arriver qu'une division nouvelle intervienne avant la mise en place définitive des mailles de l'argyrome (fig. 8). Les deux individus nés de cette division présentent ainsi les marques de la réorganisation précédente (qui continue) en même temps que celle de la réorganisation qui commence; et cette intrication des deux dure jusqu'au remaniement complet. Quand de tels chevauchements se produisent trop

souvent par suite de divisions trop rapprochées, cela peut compliquer exceptionnellement le dessin initial spécifique, car il est alors plus ou moins masqué par les vestiges juxtaposés de réorganisations souvent très anciennes: cas de *E. mutabilis*, par exemple (page 56).

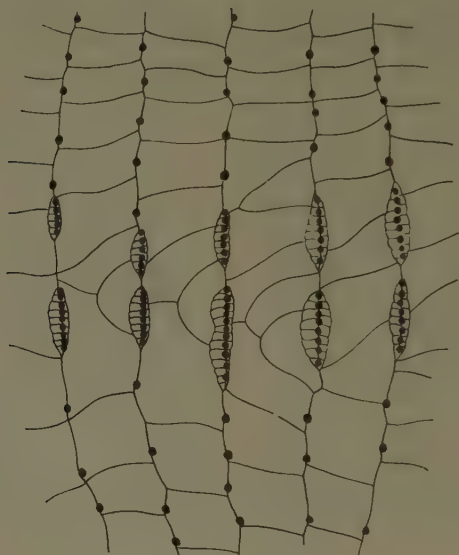


Fig. 8. Réorganisation commençante sur un opisthe d'*E. crassus* dont la réorganisation précédente est en cours: en haut, le réseau aux mailles serrées de cette réorganisation; au milieu, les bifurcations de mise en place et les néo-réseaux de la réorganisation commençante; en bas, les mailles de l'ancien réseau, inchangées.

Les recherches de FAURÉ-FREMIET, ROUILLER & GAUCHERY, (1957) sur la réorganisation macronucléaire chez les *Euplotes*, ont montré incidemment que la durée moyenne de l'interscission était de 23 heures à 28°C: on peut donc conclure des observations précédentes et de celle-ci que le temps nécessaire à la réorganisation dorsale est au moins de cette durée et lui est même peut-être parfois supérieur; de fait, les cultures entretenues à une température beaucoup moins élevée – au voisinage de 5°C – et n'ayant ainsi qu'un taux de division relativement bas – donc des périodes d'interscission nécessairement plus longues – sont les seules dont les individus ont des réseaux argyrophiles dorsaux parfaitement achevés, c'est-à-dire présentant le dessin „type” de l'espèce sans altération aucune.

Notons en passant que la taille des individus, pour une même nourriture, est directement liée à la durée de l'interscission: plus celle-ci est longue, plus la taille est grande.

La lenteur avec laquelle se poursuit et s'achève la réorganisation

dorsale en regard de la fréquence relative des divisions dans une culture donnée, apparaît ainsi la seule cause de modifications éventuelles temporaires, limitées à quelques individus, dans le dessin caractéristique de chaque espèce.

Cette stabilité spécifique nous a incité à rechercher dans quelle mesure on pouvait la considérer comme indépendante ou non des conditions du milieu; parallèlement aux essais de cultures à des températures diverses dont nous venons de donner les conclusions, nous avons étudié l'influence possible de la nutrition en cultivant des clones soit avec des *Chilomonas*, soit avec des bouillons bactériens, soit encore avec des chlorelles ou de la levure: nous n'avons jamais constaté un changement quelconque dans la disposition des mailles du système argyrophile – aussi bien ventral que dorsal d'ailleurs – qui, plus est, ne s'est pas trouvé affecté, durant d'autres essais, par la présence, en excès, de certains sels comme KCL ou SO_4Mg , ou même par la privation totale de Calcium.

En conclusion, les images d'imprégnation argentique demeurent les mêmes dans tous les cas et montrent avec netteté la continuité rigoureuse avec laquelle se perpétue le réseau intercinétien propre à chaque espèce.

B. Le cycle macronucléaire.

Ce que nous disions à propos de l'argyrome dorsal, au début de ce chapitre, peut s'entendre aussi bien pour le macronucleus: il n'est pas suffisant de considérer un caractère en période d'interscission, il faut l'observer à l'état adulte ou, mieux, à l'état quiescent.

D'après les travaux de FAURÉ-FREMIET, ROULLER & GAUCHERY, l'on peut supposer que pour le macronucleus des *Euplotes*, ce stade est très court et qu'il se situe un peu avant la moitié de l'interscission: c'est à ce moment, en effet, qu'apparaissent les „bandes de réorganisation” dont le cheminement centripète va durer jusqu'au stade fusiforme précédant la division. Après la division, le macronucleus s'allongera, acquerra peu à peu la courbure caractéristique de l'espèce – tous états transitoires dont les aspects multiples ne peuvent bien entendu être considérés comme des variations mais qui rendent difficile à saisir le moment exact où le noyau a enfin pris sa forme spécifique; l'image que nous donnerons pour chaque espèce doit donc être considérée comme un point de repère moyen qui n'exclut pas la possibilité d'autres aspects. Ici ce seront des ramifications plus ou moins compliquées; là, des différences de largeur ou d'épaisseur.

Les phénomènes de dégénérescence macronucléaire qui succèdent à toute conjugaison conduisent en outre à des modifications dont il

n'est pas toujours aisé de comprendre sur le champ la valeur: nous n'en voulons pour preuve qu'un exemple observé chez *Euplotes eury stomus*. Cette espèce comporte un noyau dont l'allure générale s'apparente à celle du chiffre 3; or il arrive que ce macronucleus – sans cesser de se présenter sous ce dessin caractéristique – possède en plus une sorte d'éperon arrondi plus ou moins long, placé en opposition avec la branche antérieure, ce qui confère à l'ensemble une disposition en T qui n'avait été précédemment décrite que pour le noyau d'*Euplotes woodruffi*, GAW, 1939¹¹): l'examen attentif des divers *Euplotes* présentant cette anomalie devait nous montrer que nous n'étions aucunement en face d'une „variété”, (au sens de KAHL) mais bien que cette forme singulière n'était, en fait, qu'un des „moments” d'une dégénérescence progressive du noyau: toutes les transitions entre l'état normal quiescent et l'état de dégénérescence complète étant facilement repérables (fig. 19, I à IX).

C. Les variations exceptionnelles.

La ciliature des *Euplotes* offre les caractères les plus fixes: toutefois, chez au moins deux espèces, des cas très rares ont été observés d'une augmentation accidentelle soit du nombre des cirres de la face ventrale, soit du nombre des cinéties latéro-dorsales.

Dans le premier cas, il s'agit de la migration insolite en dehors de toute division d'un ou de plusieurs des cinétosomes primaires appartenant à la base des cirres. La multiplication isolée de ces cinétosomes erratiques détermine en conséquence la formation d'un ou de plusieurs cirres supplémentaires: c'est ainsi que chez *E. crassus* et chez *E. mutabilis* – espèces toutes deux marines – on peut trouver 11 et même 12 cirres frontaux-ventraux au lieu des 10 habituels, et 6 à 7 cirres transversaux au lieu de 5. Ce phénomène est beaucoup moins rare pour les cirres caudaux qui varient fréquemment de 4 à 6 et s'observe d'ailleurs aussi chez *E. inkystans*, où il est peu commun, tandis qu'il paraît de règle chez *E. charon* où les cirres caudaux vont parfois jusqu'à 8.

Dans le second cas, observé chez *E. mutabilis* exclusivement, l'une ou l'autre des cinéties latérales – le plus souvent celle qui est située à gauche de l'Infusoire immédiatement sous les membranelles adorales – subissent, également en période d'interscission, des élinéations

¹¹) Nous serions tenté, à ce propos, de croire que les deux espèces ne font qu'une – car elles ont bien d'autres caractères en commun – si l'on n'avait pas décrit chez *E. woodruffi* une réorganisation de ce noyau en Travant la division qu'évidemment nous n'avons pas pu observer dans le cas qui nous occupe, puisqu'il s'agit ici d'un tout autre phénomène.

¹²⁾ donnant naissance à de nouvelles cinéties parallèles aux cinéties mères: le nombre total des cinéties, ordinairement de 11, peut alors être porté à 12 ou 13 suivant les cas.

Ce processus, dont nous ne saurions trop souligner la rareté et le fait qu'il n'appartient jusqu'à présent qu'à une seule espèce, est absolument inusuel chez les *Euplotes*: on sait qu'habituellement chaque cinétie voit ses cinétosomes se multiplier au niveau de l'équateur au cours de la division et que cette multiplication a toujours lieu dans l'axe même des cinéties: la scission étant percinétienne, le nombre final de cinéties sur chaque individus-fils demeure nécessairement inchangé. Le cas d'*E. mutabilis* est, pourrait-on dire, l'exception qui confirme la règle.

VI. DESCRIPTION DES ESPÈCES

L'analyse systématique des quatre caractères spécifiques chez toutes les formes d'*Euplotes* rencontrées, complétée avec avantage par l'étude éventuelle d'autres caractères (voir les tableaux synoptiques en fin de volume), a permis de définir seize espèces – classées arbitrairement, en vue de faciliter les recherches, par le nombre de leurs cinéties latéro-dorsales – qui ne peuvent en aucune manière être désormais confondues entre elles, même quand il s'agit d'espèces dont l'aspect est assez analogue *in vivo*.

Il n'était pas possible d'insérer dans les diagnoses la description, même sommaire, du réseau argyrophile dorsal dont nous avons cependant souligné l'importance spécifique dans les pages précédentes: aussi renverrons-nous, pour chaque espèce, à l'un d'entre trois „types” de réseau dorsal choisis comme étant les plus communs: type *eurystomus* (1 fibrille intercinécienne longitudinale), type *vannus* (pas de fibrille longitudinale), type *musculicola* (réseau serré de petites mailles). Toutes les diagnoses seront complétées par quelques commentaires destinés à préciser notamment ce point, la configuration du dit réseau étant par ailleurs représentée, pour chaque espèce, dans l'illustration de ce travail. (chaque échelle correspond à 10μ).

La nécessité d'utiliser l'imprégnation à l'argent ne constitue nullement un obstacle: les *Euplotes* se multiplient toujours avec une grande facilité, et, ne disposerait-on que d'un seul individu, sa descendance surabonde au bout de quelques jours.

²⁾ „L'élination”, au sens de CHATTON & LWOFF, désigne le processus par lequel un cinétosome se divise non dans l'axe des cinéties, mais perpendiculairement à elles.

EUPLOTES TEGULATUS, n. sp.

I. Diagnose:

Marin. 109 à 124 μ . Forme ellipsoïdale allongée, légèrement étranglée par le milieu: face dorsale assez fortement bombée, parcourue par trois ou quatre crêtes longitudinales; face ventrale au contraire creusée longitudinalement en gouttière, parcourue dans le même axe et sur la droite par une crête accentuée se terminant en pointe à chaque bout. Péristome étroit, occupant les 2/3 antérieurs du corps; lèvres péristomienne arquée, surplombant nettement tout le bord droit de la cavité buccale. 6 cinéties latéro-dorsales, 9 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: type *eurystomus*, mais à deux fibrilles longitudinales. Macronucleus en forme de compas à branches d'inégale longueur, micronucleus exceptionnellement volumineux. (Figs. 9, 10 et 44 a).



Fig. 9. *Euplotes tegulatus*, n. sp.
(face ventrale).

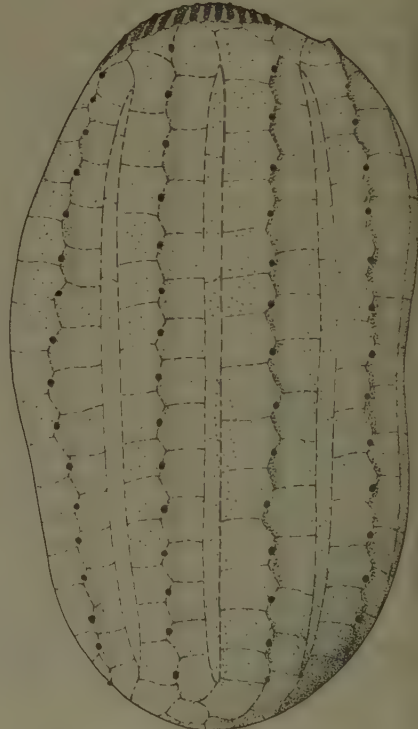


Fig. 10. *Euplotes tegulatus*, n. sp.
(face dorsale).

II. Détails particuliers et structure infraciliaire:

C'est le plus généralement sous la forme d'une courte „gouttière” ou, mieux, d'une tuile romaine, que se présente cet Infusoire, trouvé dans les sables de la pointe de Moustierlin, près Concarneau: il se meut très lentement, en tournant parfois sur lui-même autour de son grand axe, ce qui souligne cet aspect bien caractéristique.

La crête ventrale, qui est assez accusée, s'insère antérieurement entre les cirres frontaux 2/III et 3/III et ventralement entre les cirres transversaux 1/III et 1/IV; acuminée aux deux extrémités, elle se termine en avant et à droite du péristome par une sorte de petite épine dépassant légèrement le bord de l'*Euplotes*, en arrière par une longue pointe un peu arquée et surélevée au-dessus de la face ventrale.

Les 9 cirres frontaux-ventraux, à l'exception du cirre 2/II dont la situation est assez centrale, sont disposés en ligne courbe sur le pourtour antérieur droit du corps, les 3 premiers de la série se trouvant sur le bord de la lèvre orale. Les 5 cirres transversaux, de beaucoup plus larges et plus forts s'inscrivent en diagonale au-dessous et à droite de l'ouverture buccale, les cirres 1/IV, 1/V et 1/VI nettement distants des deux autres par suite de l'insertion entre eux de l'épine postérieure de la crête ventrale. Sur les 4 cirres caudaux répartis à proximité du bord postérieur de l'*Euplotes*, 2, au-dessous du péristome, sont plus épais que les deux autres. La vacuole contractile prend place immédiatement au-dessous et à droite des cirres transversaux, sous le troisième de la série.¹³⁾

Toute la surface dorsale d' *E. tegulatus* possède de fins protrichocystes qui, sous l'action du Rouge neutre, sortent du corps de l'Infusoire sous forme de petites boules bien colorées de structure apparemment homogène; d'autre part, le cytoplasme est entièrement rempli de granulations grisâtres indéterminées et de mitochondries.

Dorso-latéralement, *E. tegulatus* possède 6 cinéties, (4 dorsales, plus 2 latérales droite et gauche) séparées les unes des autres d'environ 20 μ et portant des petits cinétosomes espacés, bases des soies visibles *in vivo* et alors longues de 4 μ . Ces cinéties sont inscrites dans un réseau de mailles argyrophiles assez particulier: à l'exception de l'espace intercinétien gauche dont les mailles transversales se rejoignent, à l'image de celles d'*Euplotes eurystomus*, sur une seule fibrille, les quatre autres intercinéties présentent chacune en leur milieu 2 fibrilles longitudinales, parallèles aux cinéties, écartées l'une

¹³⁾ Signalons qu'une espèce récemment décrite, *E. aberrans* DRAGESCO, 1960, ne diffère guère de *E. tegulatus* que par ses cirres frontaux-ventraux qui sont au nombre de 8 et par la disposition plus arrondie de la forme en fer à cheval de son noyau: malheureusement aucune image d'imprégnation n'accompagne sa diagnose, ce qui limite toute comparaison avec l'espèce décrite ici.

de l'autre d'un peu plus de $4\ \mu$, et reliées entre elles par de rares cordons argyrophiles avant qu'elles ne se rejoignent mutuellement à chaque extrémité; de part et d'autre de ces fibrilles, des cordons argyrophiles plus nombreux les rattachent au cinétodesme le plus voisin. Remarquons en passant que cet aspect dorsal est le seul de ce genre parmi toutes les espèces d'*Euplotes* observées ici.

Du côté ventral, les mailles du réseau argyrophile sont grandes et de disposition généralement quadrangulaire: l'ensemble est orienté d'une façon nettement longitudinale, en sorte que l'on peut voir la crête, terminée à chaque bout par les 2 épines ventrales, supportées par une longue fibrille presque droite qui va des cirres frontaux 2/III et 3/III aux transversaux 1/III et 1/IV.

La surface péristomienne est recouverte d'un réseau de larges mailles régulières en connection sur tout le bord gauche de l'ouverture buccale avec les bases assez étroites des membranelles adorales. Au fond et à droite du cytopharynx, les membranelles parorales apparaissent très fines et relativement peu nombreuses.

Les bases des cirres sont souvent contournées plus ou moins complètement par un fin cordon argyrophile porteur de petites granulations qui semblent n'être que de simples protrichocystes, sans jamais se présenter en forme de „rosettes" ou d' „étoiles" comme chez *E. patella* ou *E. eurystomus*.

III. Structure nucléaire:

Le macronucleus d' *E. tegulatus* occupe une place relativement restreinte dans le corps de l'Infusoire, puisqu'il ne mesure que $58\ \mu$ environ. Ce macronucleus a la forme générale d'un compas dont le sommet aurait été étiré en forte pointe et dont les deux branches épaissies au bout seraient inégales en longueur.

Sa matière est dense, légèrement vacuolisée, et sa disposition telle que, la pointe étant en avant, son plus long côté descend sur la gauche de l'Infusoire en direction du pôle postérieur, tandis que l'autre côté, moitié plus court, vient sur la droite.

La particularité la plus frappante de cet appareil nucléaire réside dans le micronucleus, d'une dimension exceptionnelle pour un *Euplotes*: situé en haut et à gauche du macronucleus, à peu près au niveau de la pointe et à quelques $8\ \mu$ de celle-ci, il apparaît comme un disque de structure sensiblement homogène, visible *in vivo*, intensément FEULGEN-positif, d'un diamètre de 7 à $8\ \mu$ – ce qui est énorme relativement aux dimensions du macronucleus et même à celles de l'*Euplotes* tout entier.

EUPLOTES GRACILIS, KAHL, 1932

. Historique:

E. gracilis a été brièvement décrit en tant qu'espèce nouvelle par KAHL en 1932. La forme ici désignée sous la même appellation spécifique diffère cependant quelque peu de celle de KAHL, mais les variations constatées ne sont pas telles qu'on puisse en faire une espèce à part et il a paru préférable, jusqu'à plus ample informé, de la considérer comme étant bien *E. gracilis*: elle en a les caractères essentiels, notamment le nombre et la disposition des cirres frontaux-ventraux, la forme de la lèvre péristomienne et la taille exceptionnellement petite.

I. Diagnose:

Eau douce et mousses (Hypnacées). 37 à 50 μ . Forme oblongue. Péristome étroit et assez profond, recouvert en partie par une lèvre péristomienne importante dessinant antérieurement une „palette” presque rectangulaire. 7 cinéties latéro-dorsales; 9 cirres frontaux-ventraux assez longs et très styliformes, 5 transversaux et 4 caudaux fins et courts. Argyrome dorsal: type *muscicola*. Macronucleus en C inversé montrant un épaississement de l'extrémité inférieure. (Figs. 11, 12, et 44 b).



Figs. 11 et 12. *Euplotes gracilis*, KAHL.

II. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Moins triangulaire que la figure KAHL, cette petite espèce peut être presque entièrement remplie par des particules alimentaires qui laissent cependant au cytoplasme une transparence remarquable; bien que KAHL décrive sur le bord droit de l'Infusoire un agglomérat foncé de „grands corps paraglycogènes”, nous ne les avons pas vus, et il ne semble pas, en fait, qu'il y en ait eu dans les individus obser-

vés. Enfin, et ceci sera la troisième et dernière divergence d'aspect avec l'*Euplotes* décrit par KAHL (si l'on excepte un détail du noyau, que l'on verra plus loin), nous avons noté la présence, non pas de 2 crêtes dorsales comme lui, mais bien de 4 à 5 crêtes correspondant à quelques-unes des 7 cinéties latéro-dorsales que met en évidence l'imprégnation argentique. Ces dernières comprennent chacune 10 à 13 gros cinétosomes servant de bases à des soies, autour desquels – à les toucher – on peut voir, irrégulièrement disposées, les habituelles rosaces de bâtonnets. Les mailles de l'argyrome intercinétien sont nombreuses, petites, le plus souvent hexagonales, et juxtaposées.

Ventralement, le réseau argyrophile ne diffère pas sensiblement du réseau dorsal, mais les mailles de l'argyrome sont un peu plus grandes et, sur la moitié antérieure droite de l'*Euplotes*, leur disposition allongée les oriente longitudinalement entre les bases des cirres frontaux-ventraux et celles des cirres transversaux.

IV. Structure nucléaire:

Rubanné et peu épais, généralement vacuolisé, le macronucleus de *E. gracilis* se caractérise notamment par un élargissement plus intensément FEULGEN-positif à l'extrémité inférieure; ce dernier est souvent en retrait ou décalé par rapport à l'axe général de l'extrémité; cette disposition, sans donner pour autant au macronucleus la forme sigmoïde dessinée par KAHL, peut néanmoins quelquefois s'en rapprocher lorsque la partie épaisse inférieure se trouve, comme il arrive, légèrement rejetée en arrière ou même, accidentellement, détachée du reste; KAHL, dans ce cas, aurait pris l'exception pour la règle, ainsi qu'en témoigne son croquis.

EUPLOTES TRISULCATUS, KAHL, 1932

I. Historique:

KAHL a trouvé cette espèce dans des aquariums et de vieilles „cultures” provenant de milieux marins, tels que Sylt, Heligoland et Kiel. Il en donne trois figures assez précises et une description suffisante pour que nous soyons sûr que l'espèce ici décrite est bien la même quoiqu'elle n'ait pas été vue à l'état vivant.

II. Diagnose:

Marin. 32 à 42 μ . Corps ovalisé plan-convexe de silhouette tronconique vers l'arrière. Petit péristome assez étroit et peu profond; cytopharynx très court. Lèvre péristomienne antérieurement en forme de palette arrondie bien accusée. Fortes membranelles très séparées les unes des autres; 7 cinéties latéro-dorsales; 10 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 petits cirres caudaux. Argyro-

me dorsal: type *eurystomus*. Mince macronucleus en C inversé très ouvert. (Fig. 13, 14, 44 c)



Figs. 13 et 14. *Euplotes trisulcatus*, KAHL.

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Les 7 cinéties latéro-dorsales comprennent de petits cinétosomes au nombre de 9 à 10 pour chaque rangée, à l'exception de la dernière cinétie à gauche, de situation presque ventrale, qui n'en possède que 3 ou 4. Une fibrille longitudinale, à peu près rectiligne et toujours un peu déportée vers la droite court entre les cinéties qui sont reliées à elle par de fins argyronèmes régulièrement espacés, alternant de part et d'autre sans jamais être jointifs.

La face ventrale possède un argyrome assez peu dense, largement réticulé, avec des mailles comme d'habitude étirées en longueur: cet étirement se fait dans le sens de 3 crêtes assez marquées allant des cirres transversaux aux cirres frontaux-ventraux.

IV. Structure nucléaire:

Macronucleus rubanné assez mince, vacuolisé et très étiré en longueur, la forme classique en „C” étant ici largement ouverte. L'extrémité postérieure de ce macronucleus est moins recourbée que l'extrémité antérieure et elle présente une sorte de raidissement qui tend à la rejeter en arrière.

EUPLOTES ELEGANS, KAHL, 1932

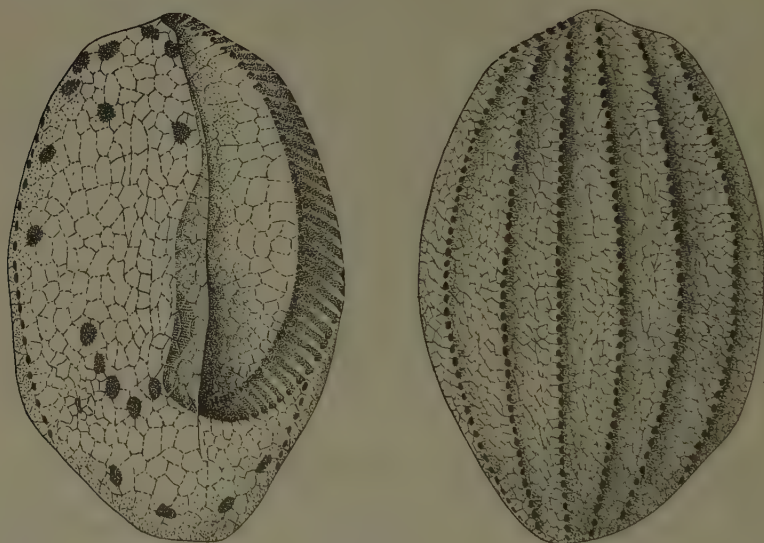
I. Historique:

Il est difficile d'imaginer une diagnose moins fournie que celle de KAHL à propos d' *E. elegans*, espèce pourtant nouvelle! Toutefois, les dessins qu'il en donne, malgré leur caractère schématique, permettent de croire que l'espèce décrite ici est bien la même que celle qu'il observa dans les milieux saprobes, aux abords de Sylt et de Kiel. Mais la sienne possédait seulement – ce que note également DRAGESCO, 1960 – 3 cirres caudaux, et la nôtre en compte 4.

K¹ AHL décrit en outre une espèce qu'il nomma *E. elegans* forma *littoralis*, et qui présente, pour tout caractère spécifique, une variation de taille par rapport à la première, avec laquelle il semble bien qu'elle doive être identifiée. Autre synonymie: *E. bisulcatus*, KAHL, 1932.

II. Diagnose:

Marin. 52 à 82 μ . Corps régulièrement ovalisé. Péristome très vaste occupant les 3/4 antérieurs du corps avec un large déploiement de la frange adorale. Lèvre péristomienne presque rectiligne ne recouvrant que partiellement la dépression buccale. 8 cinéties latéro-dorsales. 9 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: type *musculicola*, mais très irrégulier. Macronucleus en forme de fer à cheval très ouvert. (Figs. 15, 16, et 44 d).



Figs. 15 et 16. *Euplotes elegans*, KAHL.

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Si le quatrième cirre caudal figuré ici n'existe pas, comme on l'a vu précédemment, chez l'*Euplotes* décrit par KAHL, non plus que chez celui observé par DRAGESCO, il est possible qu'une réorganisation incomplète après division soit la seule cause de cette absence, et il ne semble pas qu'il y ait eu lieu d'en tenir compte. Le nombre de cirres en cet endroit n'est d'ailleurs pas pour nous un critère spécifique.

Les 8 cinéties latéro-dorsales qui alignent de nombreux petits cinétosomes serrés les uns contre les autres, s'inscrivent sur un argy-

rome formé d'un grand nombre de mailles irrégulières mais plutôt allongées. L'ensemble constitue un véritable treillis analogue à celui observé chez *E. gracilis* et *E. muscicola* quoiqu'encore plus fin et plus irrégulier. Il est à noter que cette disposition de l'argyrome dorsal est propre à ces trois seules espèces et n'a été retrouvée chez nulle autre.

Le réseau argyrophile ventral est une réplique agrandie de celui de la face dorsale: les mailles en sont assez irrégulières, et relativement peu distinctement orientées, sauf dans le voisinage immédiat des cirres ou des bases des membranelles, ainsi qu'autour de la vacuole contractile où le réseau, comme dans presque toutes les espèces d'*Euplotes*, se ramifie en de multiples petites mailles.

IV. Structure nucléaire:

Le macronucleus rubanné est finement vacuolisé et en forme de fer à cheval très ouvert; il est antérieurement acuminé et postérieurement se recourbe en forme de sabot.

V. Kystes:

Euplotes elegans peut former des kystes de résistance, en tous points analogues à ceux décrits chez *Euplotes muscicola*, (chap. III). Seuls diffèrent le nombre des cinéties latéro-dorsales qui restent visibles après invagination de la face dorsale, et, naturellement, le dessin du réseau intercinétien.

EUPLOTES EURYSTOMUS, WRZESNIEWSKI, 1870

I. Historique:

Confondue fréquemment avec *Euplotes patella*, cette espèce, décrite pour la première fois sous le nom d'*Euplotes eurystomus* par WRZESNIEWSKI en 1870, semble avoir été vue dès 1838 par EHRENBURG qui la dénommait alors *E. truncatus*: MAUPAS (1888, 1889) rattachait la forme d'EHRENBURG à celle de WRZESNIEWSKI, mais croyait encore avec ce dernier qu'il ne s'agissait là que d'une variété d'*E. patella*. BALBIANI de son côté, en 1860, observait sans doute la même espèce comme le suppose PIERSON (1943), quand il décrivait *E. modunensis*: de la même façon STOKES (1888) en faisait *E. variabilis*.

Il fallut attendre la révision de KAHL en 1932 pour qu'*E. eurystomus* soit nettement séparé d'avec *E. patella* auquel, par contre, semblait devoir se rattacher l'*E. variabilis* de STOKES. PIERSON, à son tour, confirme le travail de KAHL en étudiant *E. eurystomus* en tant qu'espèce et non plus en tant que variété, mais ajoute au genre une espèce nouvelle, *E. aediculatus*, qui nous paraît être simplement

E. eurystomus WRZESNIEWSKI, à quoi il convient de ramener également *E. variabilis*, ainsi que le pensaient déjà MAUPAS et PIERSON.

Cette confusion dans les observations a fait que nombre d'auteurs ont traité réellement d'*E. eurystomus* en croyant avoir affaire à *E. patella*, tels que YOCUM (1918), TAYLOR & FARBER (1924), TURNER (1930), COHEN (1934), HAMMOND (1937), CHATTON & SÉGUÉLA (1940). Ces derniers auteurs sont toutefois les seuls à avoir étudié très complètement le cinétome et l'argyrome de ce qu'ils croyaient être *E. patella* à l'aide des imprégnations argentiques: il est d'autant plus étonnant que le col antérieur de l'espèce qu'ils décrivent et la forme de son noyau n'aient pas davantage attiré leur attention, et ils ne semblent pas s'être reportés aux descriptions de KAHL qui leur auraient indiqué qu'en fait ils s'occupaient d'*Euplotes eurystomus*.

L'étude comparée des deux espèces, telle qu'elle est tentée ici, peut seule permettre, croyons-nous, de prévenir toute confusion.

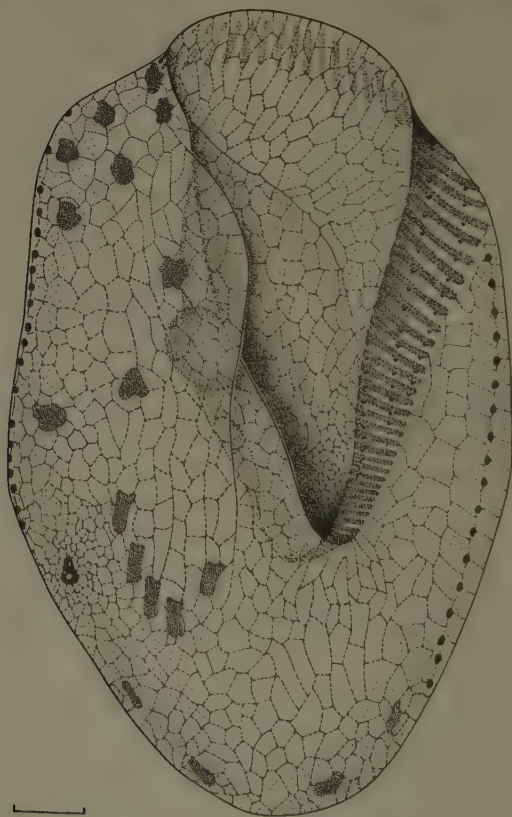


Fig. 17. *Euplotes eurystomus*, WRZESNIEWSKI (face ventrale).

II. Diagnose:

Eau douce stagnante. 105 à 160 μ . Corps en forme d'ellipse, un peu anguleux, aminci sur les bords droit et gauche qui s'étalent largement, rétréci vers l'arrière en forme de cône renversé. Petites rosaces sur le pourtour postérieur ventral. Grand péristome d'ouverture triangulaire partagé en diagonale par la cassure sinueuse de la plaque péristomienne, surmonté antérieurement d'un „col” proéminent translucide. Lèvre assez courte et arquée. Membranelles adora-les larges et espacées les unes des autres. Sac endoplasmique très extensible. 8 cinéties latéro-dorsales. 9 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: une fibrille intercinétienne longitudinale avec, de part et d'autre, des argyronèmes transversaux. Macronucleus plus ou moins sinueux, affectant une forme souvent comparable à celle du chiffre 3. (Figs. 17, 18, et 44 e).

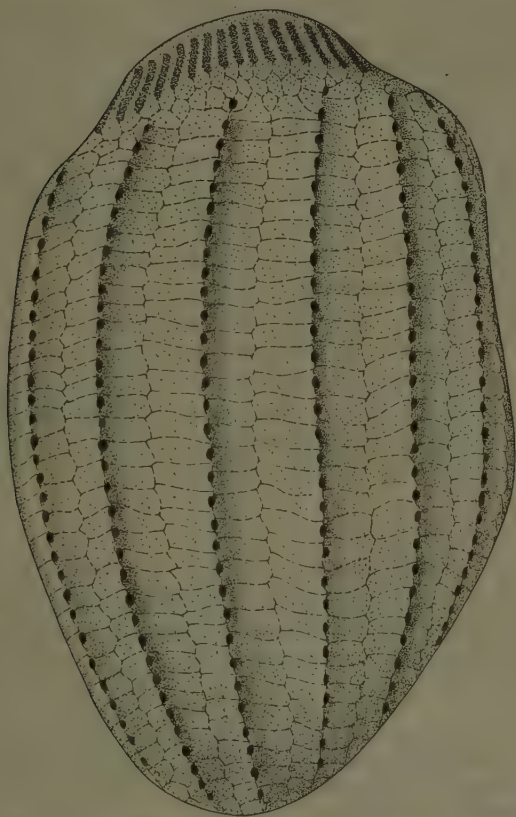


Fig. 18. *Euplotes eurystomus*, WRZESNIEWSKI (face dorsale).

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Le sac buccal post-pharyngien peut, lorsqu'il est bourré de particules alimentaires, se distendre jusqu'à occuper une très grande partie du corps de l'Infusoire, mais il repousse alors le fond de la cavité péristomienne; cette dernière, lorsque l'*Euplotes* est à jeun, c'est-à-dire lorsque le sac buccal est pratiquement inexistant, présente des replis tels qu'ils déterminent, juste au-dessus des membranelles parorales, une sorte de petite cavité supplémentaire comparable en tous points à la „niche” décrite par PIERSON (1943) pour caractériser son *Euplotes aediculatus*: de fait, la description qui en est donnée correspond à l'aspect d'un *E. eurystomus* privé de nourriture, si bien qu'il est difficile, semble-t-il, de voir là une espèce nouvelle.

Dorsalement, les 8 cinéties, qui alignent un nombre variable de gros corpuscules portant de courtes soies seulement visibles *in vivo* ou après coloration par l'Hématoxyline de DELAFIELD, sont reliées les unes aux autres par des argyronèmes transversaux; ceux-ci se rejoignent, au milieu de l'aire intercinétienne, sur une longue et irrégulière fibrille longitudinale analogue en apparence au cinétodesme des cinéties. L'aspect de ce réseau argyrophile, ainsi que le nombre des cinéties, est particulièrement décisif pour distinguer avec sûreté *E. eurystomus* d'avec *E. patella*. L'argyrome dorsal de ce dernier, malgré ses analogies avec l'argyrome dorsal d'*E. eurystomus*, s'en distingue nettement pour deux raisons:

- il comporte 9 cinéties au lieu de 8.
- ses fibrilles intercinétiennes, au lieu d'être à mi-distance entre 2 cinéties, se trouvent toujours plus ou moins déportées vers la gauche, donc rapprochées de l'une d'entre elles.¹⁴⁾

Les argyronèmes de la face ventrale composent des mailles généralement hexagonales, dont l'aspect, comme chez tous les *Euplotes*, varie avec leur emplacement: (Chap. III, B).

IV. Structure nucléaire:

Vu par la face ventrale, le noyau d'*E. eurystomus*, largement rubané mais aminci à chaque bout, affecte généralement une forme plus ou moins proche du chiffre 3: cette disposition est, avec la structure de l'argyrome dorsal, le plus sûr moyen de distinguer cette espèce d'avec

¹⁴⁾ Les figures dessinées par CHATTON & SÉGUÉLA sont donc bien celles d'*E. eurystomus*, et ceci d'autant plus sûrement que ces auteurs soulignent même (p. 379) que la face dorsale comprend „14 rangées longitudinales de mailles polygonales”, ce qui correspond en effet exactement aux 7 aires intercinétiennes divisées par les fibrilles méridiennes. Ils précisent en outre (p. 380) que la face dorsale supporte 7 alignements de bases de soies, tandis que ventralement et à droite ils en observent un autre: on retrouve donc, de cette manière également, le nombre de 8 cinéties tel qu'il est indiqué ici.

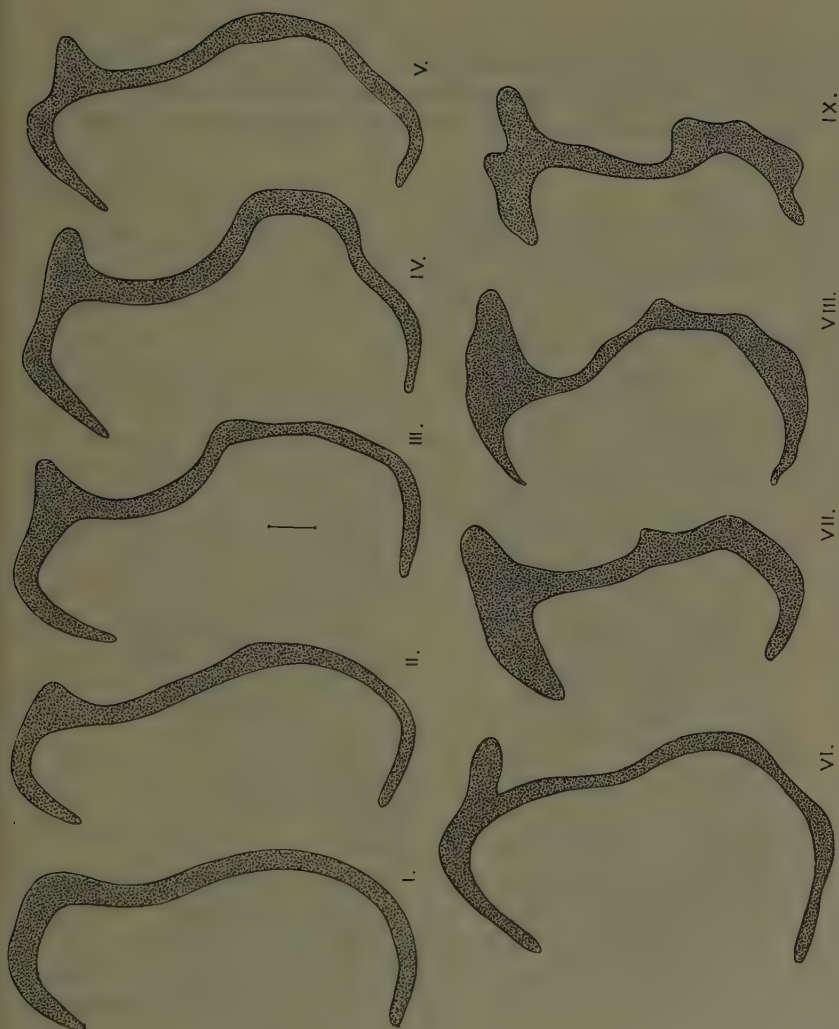


Fig. 19. I à IX: stades successifs de dégénérescence du macronucleus d'*E. eurystomus*.

E. patella. Petit et sphérique, le micronucleus se trouve toujours écarté de quelques μ du macronucleus: sa situation est au-dessous du niveau de l'incurvation médiane de celui-ci, dans son tiers antérieur gauche.

EUPLOTES CRISTATUS, KAHL, 1932.

I. Historique:

E. cristatus a été trouvé par KAHL dans la baie de Kiel. Nous avons retrouvé cette espèce en étudiant des imprégnations argentiques de CHATTON consacrées à *E. crassus* et ce sont là, mélangés à ceux-ci,

les seuls individus dont nous ayons pu disposer, même pour l'étude du noyau qui, par chance, se voyait dans certaines images. A notre connaissance, CHATTON n'en a parlé nulle part et l'on trouvera donc ici la première description de la structure infraciliaire de cet *Euplotes*.

II. Diagnose:

Marin. 55 à 75 μ . Forme nettement ovoïde, contours très régulièrement arrondis. Péristome étroit et assez court, lèvre peu saillante. 8 cinéties latéro-dorsales. 10 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: type *vannus*. Macronucleus en forme de lame de faucille. (Figs. 20, 21, et 45 f).



Figs. 20 et 21. *Euplotes cristatus*, KAHL.

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Les 8 cinéties sont constituées par l'alignement régulier de petits cinétosomes espacés le long des cinétodesmes, lesquels se trouvent reliés entre eux par un simple argyronème transversal sans ramification: en sorte que le réseau dorsal d' *E. cristatus* apparait comme une espèce de „damier” très caractéristique et pour ainsi dire sans défaut.

Le réseau argyrophile ventral est fait de mailles larges et par conséquent peu nombreuses. En ce qui concerne la ciliature, il est à remarquer que l'alignement oblique des 5 transversaux est, par exception, placé très en retrait, beaucoup plus loin de l'ouverture buccale que chez la majorité des espèces: les 4 caudaux s'en trouvent ainsi rapprochés, le pore de la vacuole contractile étant par là même enserré entre ces deux groupes de cirres.

IV. Structure nucléaire:

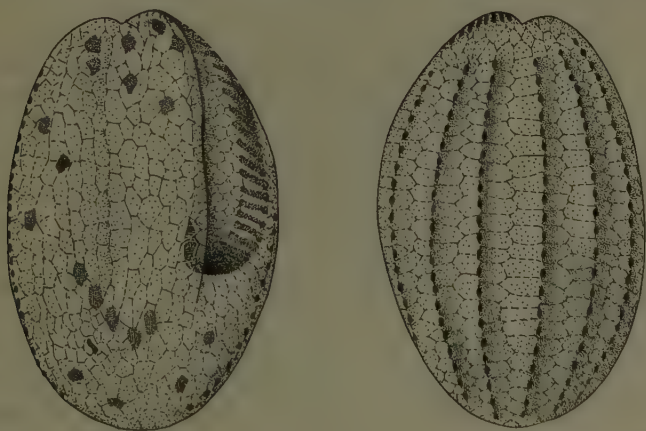
Comme l'indique assez justement KAHL, le macronucleus de cette espèce ne se replie que peu en avant vers le bord droit, encore que

cette disposition varie quelquefois d'un individu à l'autre; la branche postérieure, plus rectiligne que l'autre, descend obliquement vers l'arrière de l'Infusoire, ou bien se replie légèrement sur la gauche, le noyau prenant ainsi une forme en faucille assez particulière, d'autant plus accentuée que l'extrémité de cette branche est souvent épaissie.

EUPLOTES CRENOSUS, n. sp.

I. Diagnose:

Eau douce. 50 à 75 μ . Corps très régulièrement ovalisé; marqué antérieurement par une légère dépression coïncidant avec un sillon creusé sur la face ventrale. Péristome très étroit, lèvre sensiblement rectiligne, membranelles adorales relativement peu nombreuses. 8 cinéties latéro-dorsales. 10 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: type *eurystomus*. Macronucleus en forme de C inversé aux extrémités épaissies. (Figs. 22, 23, et 45 g).



Figs. 22 et 23. *Euplotes crenosus*, n. sp.

II. Détails particuliers et structure infraciliaire:

L'argyrome dorsal intercinétien de cette espèce s'apparente à celui d'*E. eurystomus*, mais en beaucoup plus irrégulier, les mailles transversales ne se rejoignant pas à proprement parler sur un cinétodesme médian, mais plutôt s'imbriquant les unes dans les autres suivant un axe approximativement parallèle aux cinéties.

L'argyrome de la face ventrale ne présente pas d'orientation particulière, si ce n'est au niveau du sillon longitudinal qui concourt à étirer quelque peu les mailles: elles sont le plus souvent petites, de forme polygonale régulière et assez nombreuses. Le pore de la

vacuole contractile, situé au-dessous du cirre transversal 1/V, ne détermine pratiquement aucune ramification concentrique des mailles argyrophiles, qui sont simplement un peu plus resserrées là qu'ailleurs comme chez tous les *Euplotes*.

III. Structure nucléaire:

Le macronucleus de cette espèce, très vacuolisé et toujours aplati, possède la forme caractéristique en C renversé de beaucoup d'*Euplotes*, mais il se distingue des formes voisines par un élargissement de ses 2 extrémités, principalement de l'extrémité inférieure: celle-ci est souvent renflée en „sabot" tandis que l'autre est simplement un peu plus grosse que l'ensemble. Le micronucleus, généralement oblong, est relativement gros, et occupe une position assez voisine du noyau.

EUPLOTES PATELLA, MÜLLER, 1773

I. Historique:

Cette espèce, décrite pour la première fois par MÜLLER, d'abord sous le nom de *Trichoda* (1773), puis de *Kerona patella* (1786), a été rebaptisée *Euplotes patella* par EHRENBERG en 1838 avant d'être à nouveau étudiée par DUJARDIN en 1841 sous le nom de *Ploesconia patella*. D'autres auteurs s'en occupèrent à leur tour: CLAPARÈDE & LACHMANN (1858, 1859), STEIN (1859), WRZESNIEWSKI (1870). KAHL en 1932 estime alors nécessaire de subdiviser *E. patella* en 4 formes qu'il nomme respectivement *typicus*, *latus*, *alatus*, et *planc-tonicus*, auxquelles il rattache la forme *variabilis* de STOKES (1887); cette subdivision est critiquée par PIERSON qui montre, dans sa monographie de 1943, que les „formes" établies par KAHL (à l'exception de *variabilis* qui lui paraît assimilable à *E. eurystomus*) ne sont que des variétés temporaires d'*Euplotes patella* puisqu'on les retrouve au sein d'un même clône, ce qui leur dénie toute valeur proprement spécifique. TUFFRAU (1954) arrive aux mêmes conclusions.

Il est intéressant de noter que de nombreux auteurs semblent, à première vue, s'être occupés d'*E. patella* pour des recherches d'ordre très divers, mais, à la vérité, la plupart ont confondu cette espèce avec *E. eurystomus* (cf= p. 34): ceci donne à penser qu'*E. patella* serait beaucoup moins fréquent qu'on ne le croit généralement.

Autres synonymies: *Coccudina keromina*, BORY, 1824; *Euplotes viridis*, EHRENBERG, 1838; *Euplotes paradoxa*, KENT, 1880; *Euplotes carinatus*, STOKES, 1885; *E. leticiensis*, BOVEE, 1957; *E. patella* var. *lemanii*, DRAGESCO 1960.

II. Diagnose:

Eau douce stagnante. 105 à 145 μ . En forme de disque oblong d'apparence rigide, plan-convexe, tronqué antérieurement, très aminci sur les bords droit, gauche et postérieur qui s'étalent largement. Péristome assez vaste, plutôt triangulaire, divisé en diagonale par une plaque péristomienne incurvée; col antérieur peu prononcé. Grande lèvre péristomienne hyaline, surplombant la dépression buccale en avant et à droite sous forme d'une mince palette rectangulaire. 9 cinéties latéro-dorsales. 9 cirres frontaux-ventraux, 5 forts cirres transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: type *eurystomus*, mais fibrille déportée vers la gauche. Macronucleus en C inversé assez ouvert. (Figs. 24, 25, et 45 h).



Fig. 24. *Euplotes patella*, MÜLLER (face ventrale).

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

L'étalement latéral du corps de cet Infusoire, souvent très caractéristique, est en fait plus ou moins prononcé suivant la plus ou moins grande turgescence provoquée par l'abondance ou non de nourriture, ce qui a longtemps fait croire à l'existence de „variétés” ou de „formes” dans cette espèce: celles-ci ne sont en fait que des apparences

temporaires comme en témoigne l'étude suivie d'un clône. Notons, par contre, que la forme de la lèvre péristomienne est un des traits constants les plus marquants *in vivo* de cette espèce.

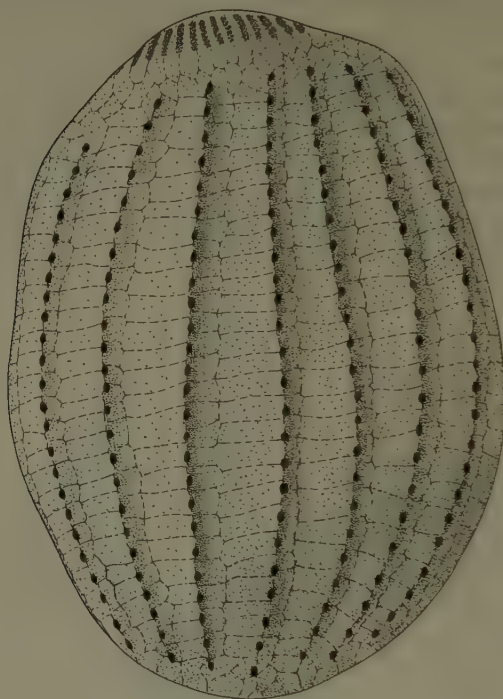


Fig. 25. *Euplotes patella*, MÜLLER (face dorsale).

Les 9 rangées méridiennes latéro-dorsales de cinétosomes (7 franchement dorsales, 2 latérales) sont reliées entre elles par un réseau de mailles argyrophiles alignées, pour chaque intercinétie, sur deux rangées longitudinales. L'une de celles-ci, celle de gauche, est toujours moins large que l'autre: cette disposition dissymétrique, qui s'oppose à celle présentée par la face dorsale d'*E. eurystomus*, est très importante à noter pour qui veut trier à coup sûr les deux espèces.

Du côté ventral, le réseau argyrophile est fait de larges mailles polygonales, distendues entre les cirres frontaux-ventraux et les cirres transversaux suivant l'alignement des 3 ou 4 crêtes ventrales qui encadrent ces derniers, resserrées en un „treillis” dense autour du pore de la vacuole contractile, et régulièrement disposées ailleurs.

IV. Structure nucléaire:

Le macronucleus d'*E. patella* se présente, quand on l'observe par la face ventrale, comme un C renversé, assez ouvert, ayant le micronucleus à sa droite, un peu au-dessus de sa ligne médiane et légèrement à l'écart.

EUPLOTES VANNUS, MÜLLER, 1786.

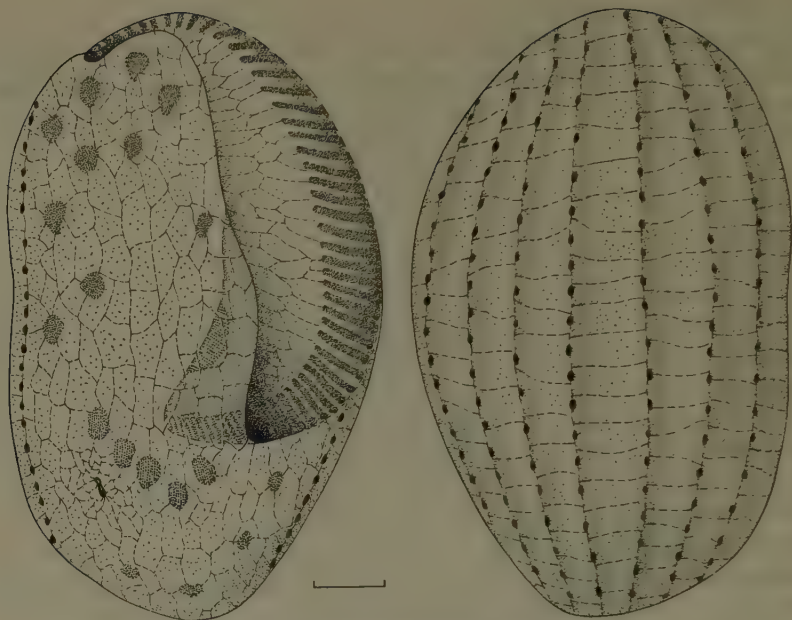
I. Historique:

Le premier, MÜLLER décrit cette espèce en 1786. En 1859, CLAPARÈDE & LACHMANN décrivent *Euplotes longipes* et en 1865 FRESenius crée *Euplotes extensus*. *Euplotes vannus* est à nouveau réétudié en 1901 par MINKIEWICZ pour qui *E. longipes* et *E. extensus* ne sont qu'une seule et même espèce avec celle de MÜLLER. Nous arrivons à la même conclusion en ce qui concerne l'*E. harpa* décrit par PROWAZEK en 1902, qui n'est autre qu'*E. vannus*. En 1910, GRIFFIN décrit un *Euplotes* qui lui semble à vrai dire très voisin des figures données par MINKIEWICZ, mais, arguant de ce que la forme du noyau lui paraît un peu différente et que le nombre des membranelles pénétrant à l'intérieur du cytopharynx est à son avis plus élevé, il en fait une espèce nouvelle: *Euplotes worcesteri*. KAHL, en 1932, identifie avec raison les espèces étudiées par CLAPARÈDE & LACHMANN et par GRIFFIN avec celle de MÜLLER complétée par MINKIEWICZ, mais il décrit par contre à part *E. extensus*, tout en reconnaissant la similitude probable de cette espèce avec *E. vannus*: il est évident que cette distinction n'est pas valable et, comme le faisait déjà MINKIEWICZ, nous confondrons aussi l'espèce de FRESenius avec celle de MÜLLER. Parallèlement aux auteurs cités, d'autres observateurs se sont occupés d'*E. vannus*: tels DUJARDIN, VAN REES, KENT, MAUPAS.

Autres synonymies: *E. marioni*, GOURRET & ROESER, 1886; *E. caudatus*, MEUNIER, 1907.

II. Diagnose:

Marin. 75 à 97 μ . Corps irrégulièrement ovalisé, un peu étranglé sur la droite, au contraire faiblement élargi sur la gauche. Champ péristomien souvent étroit mais très étendu; pas de col antérieur. Lèvre légèrement sinueuse. Membranelles épaisses et longues. Sac endoplasmique peu extensible, apparaissant *in vivo* sous forme d'une sorte de „poche” foncée oblongue, strictement localisée au centre du corps. 9 cinéties latéro-dorsales. 10 forts cirres frontaux-ventraux, 5 cirres transversaux, 4 caudaux plus fins et plus rigides que les autres. Argyrome dorsal: argyronèmes transversaux dans l'espace intercinétien. Macronucleus en forme de faucille irrégulière à manche acuminé vers l'avant. (Figs. 26, 27, 28, et 45 i).



Figs. 26 et 27. *Euplotes vannus*, MÜLLER.



Fig. 28. Trois aspects du macronucleus d'*Euplotes vannus*.

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

L'*Euplotes vannus* étudié ici est de forme moins nettement rectangulaire et plus petite que l'espèce observée par KAHL, mais pourtant, comme elle, plutôt allongé. *In vivo*, l'on reconnaît tout de suite cet Infusoire à ce fait particulier que le sac buccal est très restreint et de situation tout-à-fait centrale: cette disposition, que KAHL met bien en évidence dans la figure qu'il donne de cette espèce, fait qu'*E. vannus* apparaît de prime abord comme un Infusoire incolore possédant en son milieu une tache noire, qui n'est en fait que l'accumulation en cet endroit de toutes les particules alimentaires ingérées.

Comme le souligne très justement GRIFFIN, approuvé par KAHL, les dernières mem branelles inférieures pénètrent assez profondément dans le cytopharynx qui est vaste et dans lequel la courte série des membranelles parorales est assez éloignée du cytostome proprement dit.

Le système argyrophile latéro-dorsal est très simple: les 9 cinéties méridiennes sont reliées entre elles seulement par des argyronèmes plus ou moins rectilignes, composant de la sorte 8 rangées de grandes mailles rectangulaires assez régulièrement disposées.

Les mailles argyrophiles ventrales sont disposées comme chez tous les *Euplotes*, c'est-à-dire polygonales et plus ou moins distendues entre les champs ciliaires antérieurs et les champs ciliaires de la zone équatoriale, ramifiées en multiples petites mailles autour du pore de la vacuole contractile, orientées ailleurs concentriquement à l'ouverture buccale.

IV. Structure nucléaire:

Le noyau d'*E. vannus* est certainement l'un des plus originaux parmi tous les macronuclei observables chez les *Euplotes*: sa forme, pour être constante dans son schéma général, prête à de nombreuses variantes. La disposition typique de ce macronucleus, à en juger par la moyenne rencontrée, est celle d'un C ouvert sur la gauche mais pourvu d'une „cédille”; en d'autres termes, l'extrémité inférieure de la branche de droite (quand on observe ce noyau par la face ventrale de l'*Euplotes*) présente une prolongation épaisse déjetée en arrière, et plus ou moins acuminée. Dans certains cas, ou bien cette cédille est pourvue d'une pointe supplémentaire projetée en avant vers la branche adverse, ou bien elle est contournée irrégulièrement, ou bien encore elle n'existe pas: le macronucleus apparait alors, dans ce dernier cas, comme un ruban mince replié en boucle sur lui-même, les deux extrémités chevauchant l'une sur l'autre selon une disposition en „cravate” qui semble néanmoins peu fréquente. (Fig. 28).

Le micronucleus est assez peu volumineux: il se situe toujours très près du macronucleus, à droite de celui-ci, et dans le dernier tiers antérieur.

EUPLOTES MUSCICOLA, KAHL, 1932

I. Historique:

E. muscicola, d'après KAHL, est une espèce cosmopolite très répandue dans les mousses humides: il en donne la description tout en faisant remarquer qu'elle est susceptible de modifications suivant le plus ou moins grand développement d'une ou de deux crêtes dorsales. Partant de là, il crée les formes *alatus* et *bialatus* qui ne semblent être,

à vrai dire, que des variétés tout à fait passagères sans signification spécifique. *E. muscicola* a été de nouveau étudié en 1954 par FAURÉ-FREMIET, GAUCHERY & TUFFRAU à propos des processus de son enkystement, mais dans ce travail comme dans celui de KAHL aucun détail, ou presque, sur son infraciliature n'en a été donné¹⁵⁾: c'est néanmoins sur les individus de la souche ayant servi à cette étude, que porte la présente description.

II. Diagnose:

Mousses. 60 à 70 μ . Forme ovale assez allongée avec, antérieurement et au-dessus du péristome, une légère troncature en biais vers la gauche. Péristome étroit et long, occupant les 3/4 antérieurs gauches de la face ventrale; lèvre péristomienne mince et rectiligne. 10 cinéties latéro-dorsales. 9 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: réseau serré de petites mailles hexagonales, sur 3 rangs. Macronucleus en forme de C inversé, anguleux et très ouvert. (Figs. 29, 30, et 45 j).



Figs. 29 et 30. *Euplotes muscicola*, KAHL.

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Les faces latéro-dorsales d' *E. muscicola* sont parcourues par 10 alignements méridiens, confondus *in vivo* avec des crêtes plus ou moins marquées, de petits corpuscules portant des soies: ces corpus-

¹⁵⁾ Des taches accidentelles, survenues en cours d'impression, ont malencontreusement modifié la figure 3 page 160, de cette publication: les cirres frontaux-ventraux y apparaissent ainsi en nombre insolite alors que réellement on doit en compter 9, comme indiqué ici.

cules, de structure complexe comme chez tous les *Euplotes* (Chap. III, p. 12) présentent ici la particularité de s'accroître en diamètre jusqu'à $2\ \mu$ lors de l'enkystement, tandis qu'ils ne dépassent guère $1\ \mu$ sur les individus libres.

Le réseau intercinétien dorsal est constitué par de courts argyronèmes formant entre eux des mailles hexagonales régulières généralement à peu près équilatérales, et juxtaposées sur trois rangs sensiblement parallèles entre chaque cinétie.

Le réseau argyrophile ventral est formé, comme du côté dorsal, de mailles hexagonales alignées, d'une part, longitudinalement entre les deux premiers groupes de cirres, et d'autre part, concentriquement autour du pore de la vacuole contractile en un réseau extrêmement dense et serré.

IV. Structure nucléaire:

Le macronucleus observé par KAHL offrait une forme sensiblement différente de celle que nous avons ici: alors que ses dessins indiquent un noyau arqué très ouvert, nous trouvons une forme plus anguleuse et plus fermée. La réaction de FEULGEN révèle un macronucleus largement rubanné, fortement vacuolisé et flanqué d'un micronucleus ovalisé faiblement FEULGEN-positif mais d'assez grande dimension.

EUPLOTES PLUMIPES, STOKES, 1884.

I. Historique:

Il est très difficile d'affirmer que l'espèce décrite ici est bien l'homologue de celle décrite par STOKES et citée à nouveau par KAHL en 1932; nous croyons néanmoins qu'une telle identification est plausible: la présente forme offre en effet d'évidentes analogies avec *E. eurystomus* (nombre et disposition des cirres frontaux-ventraux, col antérieur, argyrome dorsal... etc.) dont déjà STOKES rapprochait son *Euplotes*: il se demandait même s'il n'y avait pas lieu de confondre les 2 espèces, ce qui n'est pas l'avis de KAHL qui considérerait cependant *E. plumipes* comme une variété d'*E. eurystomus*. Or il n'est pas douteux que l'on doive, malgré cela, séparer tout-à-fait l'espèce qui nous occupe d'avec *E. eurystomus*, car elle en diffère catégoriquement par le nombre des cinéties latéro-dorsales qui est plus élevé (10 au lieu de 8), par des contours plus arrondis, par un péristome plus long que large et aussi par un macronucleus qui, bien que rappelant la forme du macronucleus d'*E. eurystomus*, s'en écarte par la complication habituelle de son dessin et par ses dimensions. Il faut reconnaître, à ce propos, que les images présentées ici – différentes en plus d'un point de celles que nous donnons du noyau d'*E. eurystomus* – correspondent pourtant en partie aux noyaux décrits

justement chez *E. eurystomus* par KAHL (1932) et par PIERSON (1943): si bien que l'on pourrait finalement se demander laquelle des deux espèces est *E. plumipes*? La fréquence de l'une et la rareté de l'autre, en plus des caractères morphologiques, nous confirment dans l'idée que l'espèce décrite ici doit effectivement être assimilée à *E. plumipes*, et ceci d'autant plus que l'une des souches examinées provient, comme celle de STOKES, des U.S.A.)¹⁶

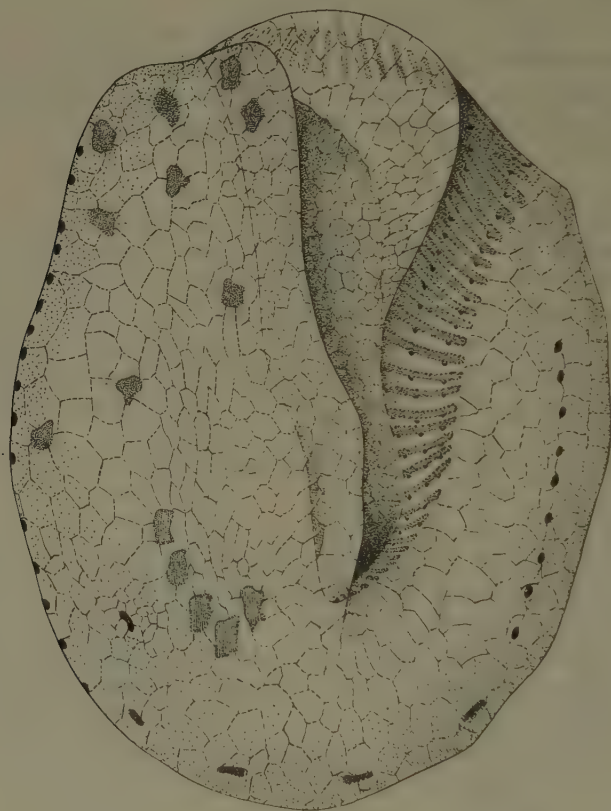


Fig. 31. *Euplotes plumipes*, STOKES (face ventrale).

¹⁶) Qu'il nous soit permis de remercier sincèrement ici le Dr. J. O. CORLISS (University of Illinois) à l'amitié duquel nous avons d'abord dû de posséder cette espèce: il en avait apporté, lors d'un séjour au Collège de France chez le Professeur FAURÉ-FREMIET, des préparations non identifiées faites d'après une récolte assez mélangée provenant de la „Carolina Biological Supply Company” U.S.A.

Longtemps après que le Dr. J. O. CORLISS nous eût donné ces préparations, nous devons retrouver *E. plumipes* sur des imprégnations de CHATTON, étiquetées à tort *E. eurystomus*: la similitude des deux souches était totale.

II. Diagnose:

Eau douce. 116 à 165 μ . Corps ellipsoïdal de contours plutôt arrondis, les côtés droit et gauche s'étalant largement en s'amincissant sur les bords. Face ventrale assez plane, face dorsale faiblement convexe. Très importante ouverture péristomienne triangulaire descendant bien au-dessous du niveau équatorial mais assez étroite. Membranelles adorales composant une large frange nettement sinueuse. Col antérieur assez saillant. Large et mince lèvre péristomienne surplombant d'avant en arrière toute la partie droite de la dépression buccale dont elle épouse les contours. 10 cinéties latéro-dorsales. 9 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: type *eurystomus*. Grand macronucleus anguleux et refermé sur lui-même, rappelant la forme du chiffre 3. (Figs. 31, 32, 33, et 46 k)

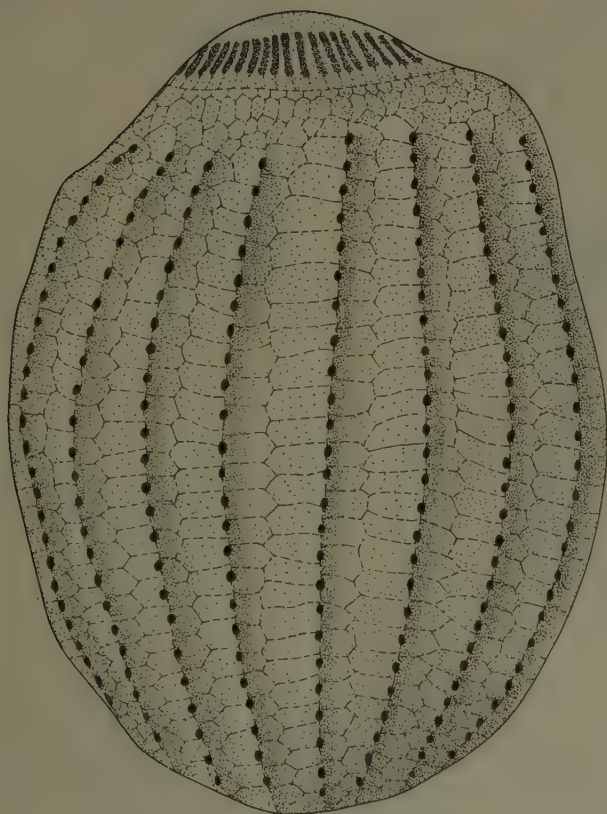


Fig. 32. *Euplotes plumipes*, STOKES (face dorsale).

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Les 10 cinéties latéro-dorsales sont composées de gros corpuscules arrondis régulièrement alignés. Les espaces intercinétiens possèdent un argyrome que l'on peut en tous points comparer à celui d'*Euplotes eurystomus*: de chaque côté des cinéties dorsales partent transversalement des fibrilles qui rejoignent, au milieu de l'aire intercinétienne, une fibrille longitudinale analogue à un quelconque cinétodesme.

De grandes mailles argyrophiles constituent le réseau ventral: elles sont réparties autour des cirres et de part et d'autre des membranelles suivant le schéma habituel des *Euplotes*.



Fig. 33. Trois aspects du macronucleus d'*Euplotes plumipes*.

IV. Structure nucléaire:

Le macronucleus d'*E. plumipes* est grand et contourné; rappelant celui d'*E. eurystomus* dont il a grossièrement la forme (approximativement celle du chiffre 3), il en diffère cependant par un aspect plus refermé, plus complexe, des angles assez prononcés et un volume plus considérable.

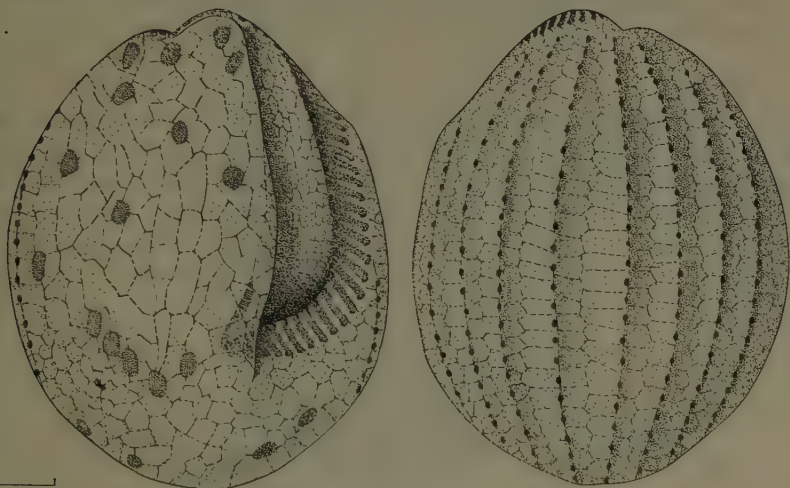
EUPLOTES INKYSTANS, CHATTON

I. Historique:

Espèce d'eau douce trouvée à Strasbourg (date = ?) dans une macération et non décrite par CHATTON, mais figurant parmi ses préparations et dénommée par lui. En même temps qu'*E. muscicola*, elle a été étudiée par FAURE-FREMIET, GAUCHERY & TUFFRAU (1954) sous le rapport de ses processus d'enkystement, mais, jusqu'ici, elle n'a donné lieu à aucune figuration ni description complète.

II. Diagnose:

Eau douce. 70 à 80 μ . Silhouette piriforme à contours très largement arrondis. Une nette dépression antérieure interrompt cette régularité, soulignant ainsi la proéminence caractéristique de la lèvre péristomienne au-dessus de l'avancée en forme de proue du péristome. Péristome étroit, en gouttière; cytopharynx peu profond, lèvre plutôt rectiligne. 10 cinéties latéro-dorsales. 10 cirres frontaux ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux (très rarement 5). Argyrome dorsal: type *eurystomus*. Macronucleus en C régulièrement arrondi, à branches d'inégales longueurs. (Figs: 34, 35, et 46 1).



Figs. 34 et 35. *Euplotes inkystans*, CHATTON.

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Sur la face dorsale qui est très convexe, les 10 cinéties sont reliées entre elles par un double réseau de fibrilles transversales constituant, à l'aide d'une jonction médiane, un ensemble de mailles régulières rappelant de près l'argyrome dorsal d'*Euplotes eurystomus*.

Sur toute la surface ventrale, on n'observe que de grandes mailles irrégulières diversement orientées aux alentours de la base des cirres et du petit pore de la vacuole contractile.

IV. Structure nucléaire:

Le noyau d'*E. inkystans*, tel qu'il apparaît sur les imprégnations de CHATTON, c'est-à-dire souvent imparfaitement, semble de forme assez variable, mais en moyenne il se présente comme un très mince ruban recourbé en C renversé régulièrement arrondi, l'ouverture étant dirigée vers le côté droit postérieur, les 2 branches étant un peu d'inégale longueur.

I. Historique:

DUJARDIN (1841) donne de cette espèce qu'il nomme *Ploesconia crassa* une diagnose assez courte, mais suffisante cependant pour que KAHL, reconnaissant l'identité de cette espèce avec l'*Euplotes viola-ceus* décrit par lui en 1928, en fasse en 1932 l'*Euplotes crassus* dont nous abordons maintenant l'étude. En 1940, CHATTON & SÉGUÉLA étudient avec soin le système argyrophile de cet Infusoire dont ils donnent plusieurs figures originales intéressantes.

Autres synonymies: *E. crassus* var. *minor*, KAHL, 1932; *E. vannus* var. *balticus*, KAHL, 1932.

II. Diagnose:

Marin et eau saumâtre. 100 à 127 μ . Ovale allongé presque parfait. Péristome long et très étroit, lèvre péristomienne très rectiligne et assez peu saillante, cytopharynx court et resserré. Sac endoplasmique un peu plus extensible que celui d'*E. vannus*, mais comme lui localisé vers le centre du corps. 10 cinéties latéro-dorsales. 10 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 5 à 6 caudaux. Argyrome dorsal: type



Fig. 36. *Euplotes crassus*, DUJARDIN (face ventrale).

vannus. Macronucleus en fer à cheval à ouverture dirigée vers le bas, augmenté d'un prolongement en spatule à l'extrémité inférieure. (Figs. 36, 37, et 46 m).

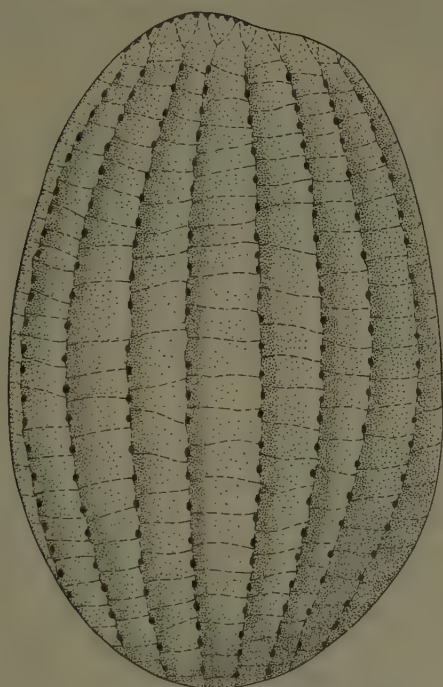


Fig. 37. *Euplotes crassus*, DUJARDIN (face dorsale).

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Dorsalement parcourue par 8 longues crêtes méridiennes, cette espèce se caractérise ventralement surtout par le dessin allongé du péristome; les cinéties latéro-dorsales sont reliées entre elles par un réseau simple de fibrilles transversales assez peu nombreuses. On a ainsi 9 rangées méridiennes de grandes mailles intercinétiques à peu près rectangulaires, comme l'ont très bien vu CHATTON & SÉGUÉLA: cependant, dans beaucoup de cas, une dixième rangée existe, mais on ne peut la considérer comme faisant partie du système dorsal, car elle trouve place entre la dernière cinétie à droite et les mailles irrégulières de l'argyrome ventral; cette disposition intermédiaire, assez exceptionnelle, mérite d'être signalée sans qu'il faille lui attribuer une valeur particulière.

Les cirres caudaux sont en nombre variable suivant les individus, 5 à 6, mais cette variation fréquente (qui existe aussi chez *E. charon*)

n'en altère pas la spécificité, comme en témoignent les autres caractères qui demeurent constants.

L'argyrome ventral est constitué de très grandes mailles polygonales, généralement allongées sauf autour du pore de la vacuole contractile où elles se ramifient, comme à l'accoutumée, en une réticulation très serrée.

IV. Structure nucléaire:

Les 2 branches qui constituent le „fer à cheval” du noyau sont de longueur inégale et se terminent de façon différente: celle de droite qui est la plus courte, est généralement assez effilée du bout, tandis que l'autre, au contraire, s'épaissit en une sorte de spatule irrégulière à son extrémité, ce qui donne à l'ensemble un aspect dissymétrique très caractéristique.

EUPLOTES MUTABILIS, n. sp.

I. Diagnose:

Marin. 95 μ . Forme plutôt ronde amincie sur les bords. Cytoplasme hyalin peu granuleux. Grand péristome; frange adoraie très arquée de courtes membranelles aux bases épaisses; profond cytopharynx. Sac endoplasmique assez important localisé au milieu de l'Infusoire. Lèvre péristomienne rectiligne après une courbure antérieure, puis dessinant au-dessus des membranelles parorales une sorte d'avancée en palette sensiblement rectangulaire; forte épine suborale dans le prolongement de la lèvre péristomienne. Faibles crêtes dorsales. 11 cinéties latéro-dorsales. 10 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 à 5 caudaux. Argyrome dorsal: type *vannus*. Macronucleus en faucille très comparable à celui d'*E. vannus*. (Figs. 38, 39, et 47 n).

II. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Cette espèce a été trouvée dans les sables de l'Aber de Roscoff; elle s'est multipliée par la suite durant une quinzaine de jours, au Laboratoire, donnant une „culture” spontanée abondante. Celle-ci n'a malheureusement pas pu être poursuivie.

Sur la face ventrale, antérieurement, les cirres frontaux-ventraux s'inscrivent entre trois sillons accentués qui paraissent n'être qu'une résurgence des sillons ventraux, encore beaucoup plus profonds, où s'encastrent les 5 cirres transversaux. Postérieurement, les 4 à 5 cirres caudaux – selon les individus – sont souvent dilacérés à leur extrémité et si larges qu'il est impossible de les assimiler à des soies; ils sont le siège d'une agitation constante même quand l'Infusoire est immobile: celui-ci nage d'ailleurs assez peu et préfère comme la

plupart des *Euplotes* se déplacer sur le substrat à l'aide de ses cirres.

L'imprégnation argentique des faces latéro-dorsales montre les 11 cinéties caractéristiques de cette espèce: c'est du moins le nombre le plus habituellement rencontré, encore que les processus d'élinéation particuliers à cet *Euplotes* aboutissent parfois à des nombres plus élevés, 12 ou 13. (cf.: Chap. V, p. 24) Ce cas représente une exception dans le genre.



Fig. 38. *Euplotes mutabilis*, n. sp. (face ventrale).

L'apparence la plus fréquente de l'argyrome intercinétien est un réseau excessivement ramifié qui cependant ne nous paraît pas devoir être pris comme le dessin „type” mais seulement comme l'indice de réorganisations dorsales multiples et toutes inachevées. (cf.: Chap. V) Les quelques rares images de réorganisation sur le point d'aboutir nous ont montré en effet que le réseau dorsal spécifique d'*E. mutabilis* devait être analogue à celui d'*E. vannus* par exemple, c'est-à-dire formé à l'état quiescent d'argyronèmes transversaux non ramifiés, et, de surcroît, assez espacés entre eux: nous pensons que la grande rapidité de multiplication dont cet Infusoire a fait preuve dans la seule po-

pulation que nous ayons pu observer doit être la principale raison de la rareté de cet aspect.

Quoiqu'il en soit, nous avons cru bon de figurer l'argyrome dorsal d'*E. mutabilis* sous son aspect le plus courant, en sachant bien qu'il ne s'agit pas là d'un aspect stable: nous avons donc admis dans le tableau II une image de réorganisation qui présente à la fois cet aspect et celui que nous croyons spécifique.

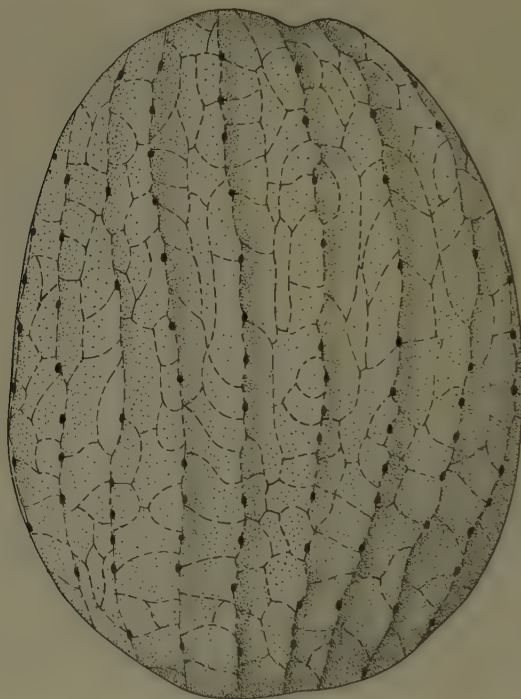


Fig. 39. *Euplotes mutabilis* n. sp. Cette image dorsale est typique des ramifications que peuvent produire des réorganisations multiples et inachevées: c'est là un aspect courant chez cette espèce, alors qu'en fait le dessin initial spécifique, très rare à l'état parfait, est celui du type *vannus* (cf. tableau II).

La disposition de l'argyrome ventral correspond en tous points au schéma classique du genre et n'appelle pas de description particulière.

III. Structure nucléaire:

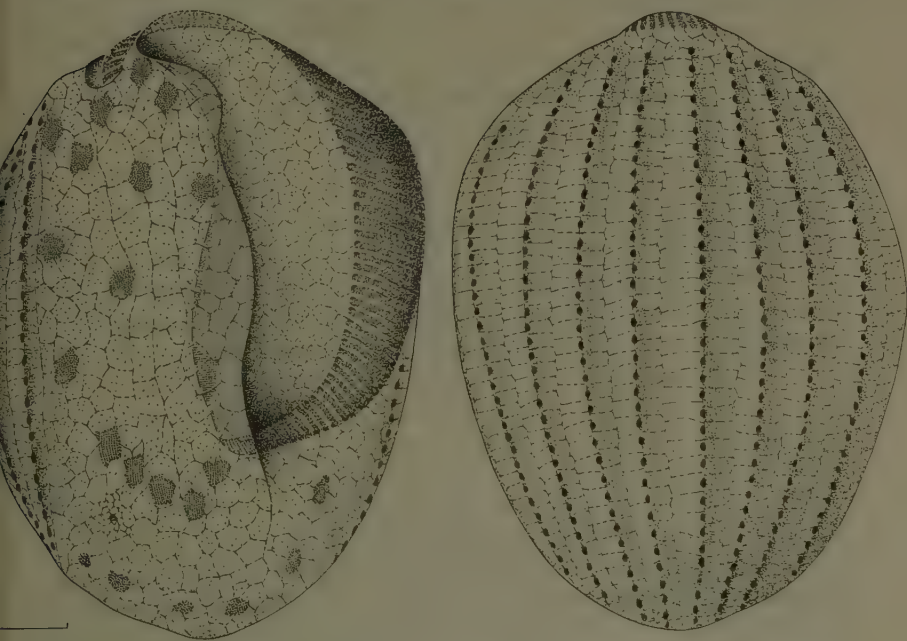
Le macronucleus d'*E. mutabilis*, très vacuolisé, s'apparente de près à celui d'*E. vannus* avec lequel il est parfois difficile de ne pas le confondre: mais ses extrémités sont plus souvent acuminées et il n'offre pas une telle diversité d'aspects irréguliers.

Le micronucleus, peu colorable par la réaction de FEULGEN, est petit et souvent difficile à voir.

EUPLOTES CHARON, MÜLLER, 1786

I. Historique:

Décrit successivement par MÜLLER en 1786, par EHRENBURG en 1830, 1833, 1838, par DUJARDIN en 1841, par STEIN en 1859, *Euplotes charon* a donné lieu à des figurations si diverses que l'on peut se demander si chaque auteur a bien vu la même espèce. GARNJOBST, en 1828, crée d'autre part une espèce nouvelle, *Euplotes taylori*, qui semble n'être qu'un *E. charon* de forme plus allongée, avec, peut-être, un péristome plus ouvert. En 1932, KAHL donne de cet Infusoire une description encore trop succincte, mais du moins accompagnée de dessins suffisants pour que nous puissions y reconnaître l'espèce étudiée ici: il décrit par ailleurs deux prétendues variétés, *E. moebiusi* et *E. moebiusi* forma *quadricirratus* dont les affinités avec *E. charon* semblent en fait peu probables si l'on en juge par la grande différence de forme: nous penserions même devoir les rattacher à *E. crassus* si la description qu'en donne KAHL n'était pas si sommaire. Autres synonymies: *Trichoda cimex*, MÜLLER, 1773; *Euplotes appendiculatus* EHRENBURG, 1838; *Ploesconia charon*, *P. subrotunda*, (?), *P. radiosa* (?)



Figs. 40 et 41. *Euplotes charon*, MÜLLER.

P. longiremis, *P. affinis* (?), DUJARDIN, 1841; *Euplotes affinis*, *E. affinis* var. *triccirrata*, *E. alatus*, KAHL, 1932.

II. Diagnose:

Marin. 70 à 96 μ . Forme trapue à convexité dorsale très accentuée. Très vaste péristome ouvert en V, descendant souvent fort bas; lèvre péristomienne longue et sinueuse; nombreuses membranelles fortes et épaisses. 12 cinéties latéro-dorsales. 10 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 5 à 8 caudaux. Argyrome dorsal: type *eurystomus*. Macronucleus en forme de fer à cheval arrondi et très fermé. (Figs. 40, 41, et 47 o).

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

Les 12 alignements méridiens de gros cinétosomes sont portés par des cinétodesmes presque rectilignes; chaque intercinétie possède une fibrille médiane longitudinale de part et d'autre de laquelle des argyronèmes transversaux vont rejoindre la cinétie la plus voisine, déterminant ainsi un réseau serré de petites mailles approximativement rectangulaires et juxtaposées.

Ventralement, les cirres caudaux sont en nombre variable, allant de 4 à 8 suivant les individus: rappelons une fois encore à ce propos, que cette inconstance n'entre pas en ligne de compte pour la détermination spécifique.

L'argyrome ventral n'offre pas de caractère marquant à ceci près qu'il est peu ramifié autour du pore de la vacuole contractile, qui est petit et constamment localisé juste au-dessous du cirre transversal 1/IV.

IV. Structure nucléaire:

Le macronucleus est très caractéristique de l'espèce: en forme de fer à cheval très arrondi, son ouverture, qui est resserrée, est dirigée vers le côté inférieur droit de l'Infusoire. C'est une sorte de ruban large et plat, épaissi à chaque bout, et aux extrémités généralement acuminées. Le micronucleus est petit et de situation très antérieure.

EUPLOTES HARPA, STEIN, 1859

I. Historique:

C'est en 1859 que STEIN, le premier, donne une bonne description d'*Euplotes harpa*, bien qu'avant lui DUJARDIN, en 1841, ait sans doute vu la même espèce qu'il avait alors nommée *Ploesconia cithara*. Depuis lors, quelques auteurs s'en occupèrent, mais c'est surtout WALLENGREN, dans ses mémoires de 1900 et de 1901, qui a donné les meilleures images d'*E. harpa*, après celles de STEIN. En 1932,

KAHL ne fera qu'interpréter, assez incomplètement d'ailleurs, les figures de WALLENGREN pour donner à nouveau une description de cette espèce sans apporter beaucoup d'éléments neufs.

Ici même, nous décrivons *E. harpa* d'après deux souches totalement différentes qui se sont révélées parfaitement similaires du point de vue des structures superficielles: en effet nous avons pu disposer d'une imprégnation à l'argent faite en 1939 par CHATTON et déjà correctement identifiée par lui, puis, en 1955, nous retrouvions cette espèce dans l'Aber de Roscoff, non sans l'avoir auparavant cherchée en vain dans la région de Concarneau: ce qui donne à penser qu'elle n'est pas très fréquente.

II. Diagnose:

Marin. 150 à 160 μ . Contours largement ovalisés, le côté gauche étant toujours plus étalé que l'autre. Péristome très largement ouvert. Plaque péristomienne sinueuse bien marquée. Lèvre rectiligne sur sa plus grande longueur mais avançant antérieurement au-dessus de la dépression buccale en une sorte de promontoir arrondi plus ou moins fortement accusé. Membranelles adorales disposées en arc de cercle. 13 cinéties latéro-dorsales. 10 cirres frontaux-ventraux, 5 transversaux, 4 caudaux. Argyrome dorsal: type *eurystomus*. Macronucleus relativement petit par rapport à la taille de l'Infusoire, en C inversé anguleux, très ouvert, et un peu sinueux sur la hampe médiane. (Figs. 42, 43, et 47 p).

III. Détails particuliers et structure infraciliaire:

In vivo, *E. harpa* se reconnaît aussitôt à sa grande taille – KAHL dit en avoir trouvé mesurant 260 μ – et aussi à la forme très particulière de la lèvre péristomienne (caractéristique de cette espèce, aux dires de KAHL) dont la proéminence antérieure nous paraît cependant être parfois moins accusée que ne l'ont vue les auteurs.

Autre détail particulier de la face ventrale, déjà remarqué par STEIN: la présence en haut et à droite de l'extrémité antérieure des membranelles adorales, d'une „épine” émoussée qui fait saillie, un peu comme une épaule, juste au-dessus des cirres frontaux. C'est là un caractère constant mais qui, soulignons-le, peut être plus ou moins accentué suivant la turgescence de chaque individu: cela s'observe aussi chez d'autres espèces.

Les 13 cinéties longitudinales sont formées par l'alignement, le long d'un fin cinétodesme, de très petits corpuscules: ceux-ci sont les bases de soies semi-rigides que l'on ne voit qu'*in vivo*, mais on ne peut guère distinguer alors plus de 10 crêtes assez peu marquées quoique bien visibles.

L'imprégnation argentique de l'argyrome dorsal montre que celui-

ci est sensiblement analogue à celui qu'on observe chez *Euplotes eurystomus*: des rangées transversales de mailles rectangulaires viennent affronter de chaque côté une fibrille médiane parallèle aux cinéties, ce qui crée une réticulation uniforme sur toute la surface considérée.



Fig. 42. *Euplotes harpa*, STEIN. (Face ventrale)

Des argyronèmes assez fins constituent le réseau argyrophile ventral: ils composent entre eux de grandes mailles polygonales d'allure irrégulière, étirées entre les cirres frontaux-ventraux et les cirres transversaux le long de quatre faibles sillons ventraux, resserrées au contraire, et petites, autour du pore de la vacuole contractile.

IV. Structure nucléaire:

Euplotes harpa, à l'encontre de ce que l'on pourrait attendre étant données ses grandes dimensions, possède un macronucleus relativement petit, 87 à 92 μ . Il se présente comme un „C' renversé anguleux et très ouvert, mais il n'est pas sans rappeler un peu la forme du chiffre „3", si caractéristique des noyaux d' *E. eurytomus* et d' *E. plumipes*. La branche inférieure est courte et droite, la branche antérieure beaucoup plus grande et refermée en partie sur elle-même à la façon d'un crochet; la sinuosité de la hampe médiane est assez peu marquée.

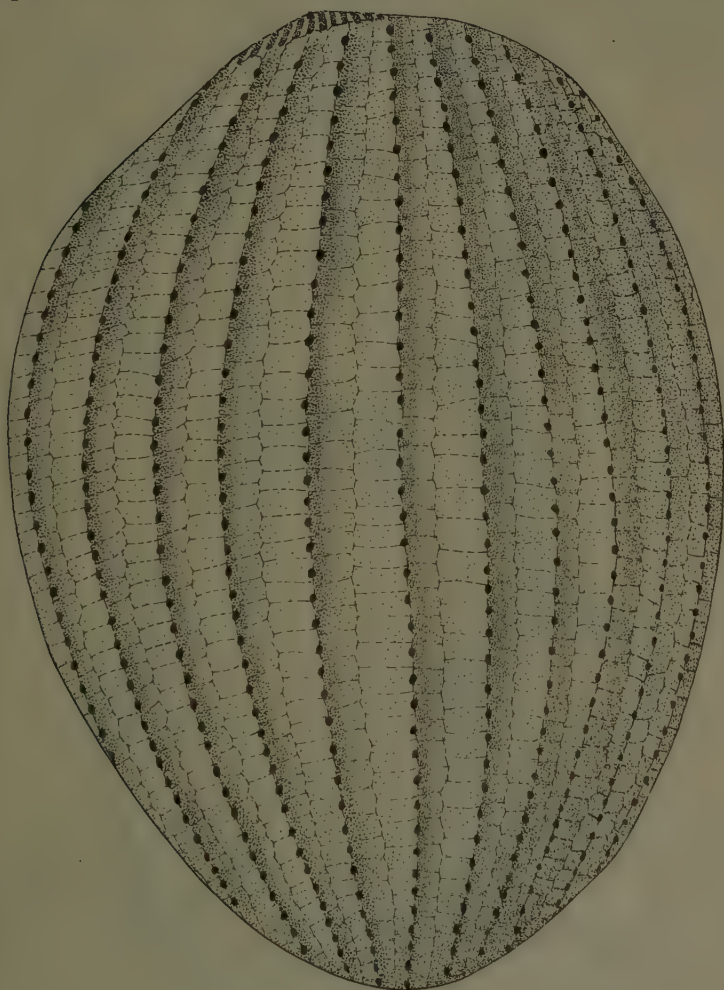


Fig. 43. *Euplotes harpa*, STEIN. (Face dorsale)

VII. CONCLUSIONS

Comme on a pu voir, nous avons systématiquement éliminé de ce travail toute recherche cytologique; notre but a été de simplifier la classification des *Euplotes* en déterminant, sous la diversité des formes qui a incité les chercheurs à multiplier les noms d'espèces, les caractères morphologiques qui permettent d'en réduire le nombre.

Il y a, selon nous, 4 caractères; rappelons-les encore, ce sont: a) le nombre des cinéties latéro-dorsales: b) la disposition des mailles de l'argyrome dorsal; c) le nombre des cirres frontaux-ventraux; d) la forme du macronucleus à l'état quiescent.

Les processus morphogénétiques remanient périodiquement ces

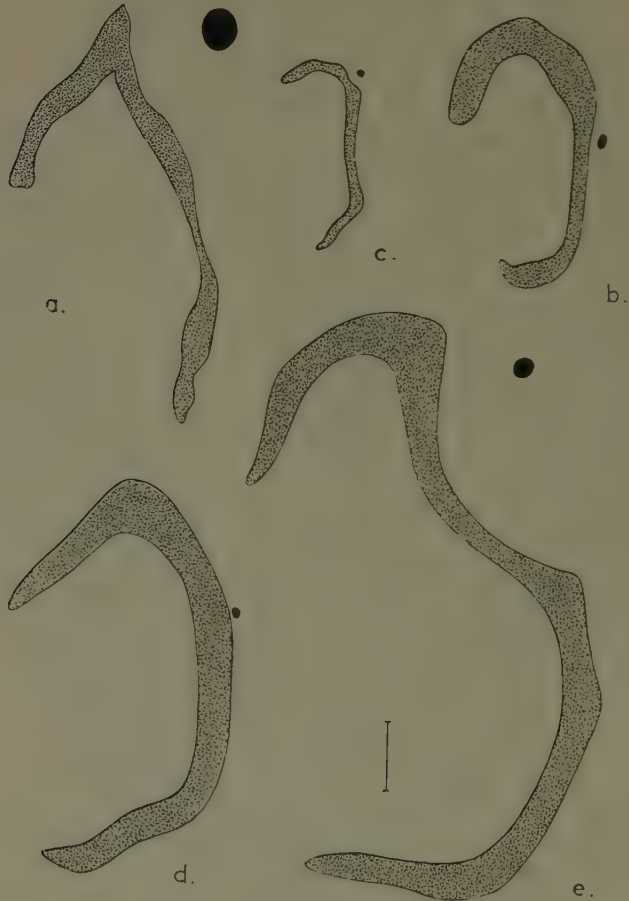


Fig. 44. MACRONUCLEI. a: *E. tegulatus*; b: *E. gracilis*; c: *E. trisulcatus*; d: *E. elegans*; e: *E. eurystomus*.

caractères, sans jamais les rendre méconnaissables: bien au contraire, ils concourent à les rétablir sous leur forme première – quelles que soient, semble-t-il, les conditions biologiques du milieu.

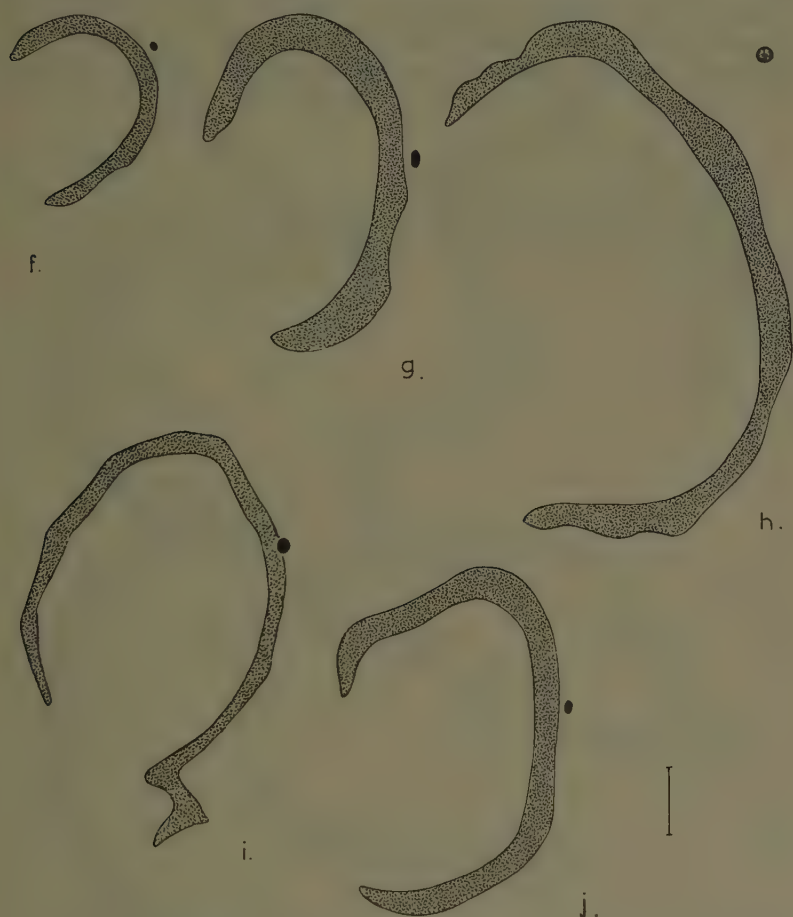


Fig. 45. MACRONUCLEI. f: *E. cristatus*; g: *E. crenosus*; h: *E. patella*; i: *E. vannus*; j: *E. muscicola*.

A eux seuls, sans doute, ces caractères ne peuvent suffire à délimiter le genre mais, si leur permanence au sein de ce dernier en confirme l'homogénéité, ce sont leurs modalités mêmes qui différencient les espèces. Nous avons donc regroupé tous les *Euplotes* que leur dissemblance apparente avait conduit à classer en espèces distinctes, mais que l'identité des caractères fondamentaux permet de considérer comme autant d'exemplaires d'une espèce unique.

Quand nous avons entrepris ce travail, on comptait 40 espèces

différentes (34 reconnues par KAHL en 1932, 6 dont la description est postérieure à cette date) auxquelles devaient venir s'ajouter *E. inkystans* CHATTON, plus trois espèces nouvelles, *E. tegulatus*, *E. crenosus* et *E. mutabilis*: soit un total de 44.

Nous avons pu reconnaître dans les espèces décrites par KAHL¹⁷⁾ 12 de nos souches, mais en discutant l'une après l'autre les 22 espèces

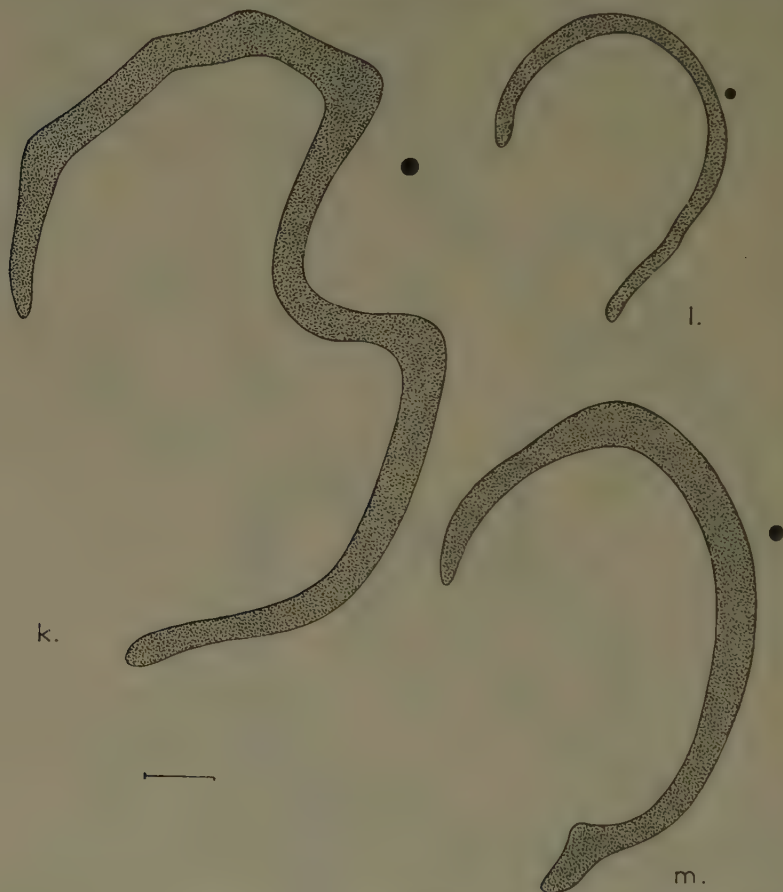


Fig. 46. MACRONUCLEI. k: *E. plumipes*; l: *E. inkystans*; m: *E. crassus*.

¹⁷⁾ A ce propos, que l'on nous permette une remarque: quelques descriptions antérieures nous ayant paru très imprécises, nous avons craint que d'autres après nous ne puissent pas non plus identifier les espèces ainsi sommairement décrites; nous avons donc placé sous un même nom, dont la priorité faisait loi, les Infusoires dont certains caractères communs autorisaient ce regroupement. Il nous a paru préférable en effet de ne pas multiplier les noms d'espèces dans un genre où nous cherchions justement à éliminer les formes mal définies.

qui restaient, nous sommes arrivés à la conclusion, renforcée par la fréquente indécision de KAHL au cours de ses diagnoses, que seules deux de ces espèces constituaient peut-être des espèces particulières (*E. balteatus*, DUJARDIN, 1841, et *E. novemcarinatus*, WANG, 1930), toutes les autres nous étant apparues comme des „variétés” (au sens de KAHL) plus ou moins discutables des 12 précédentes admises par nous: cette constatation nous a amené à dresser une liste, en regard

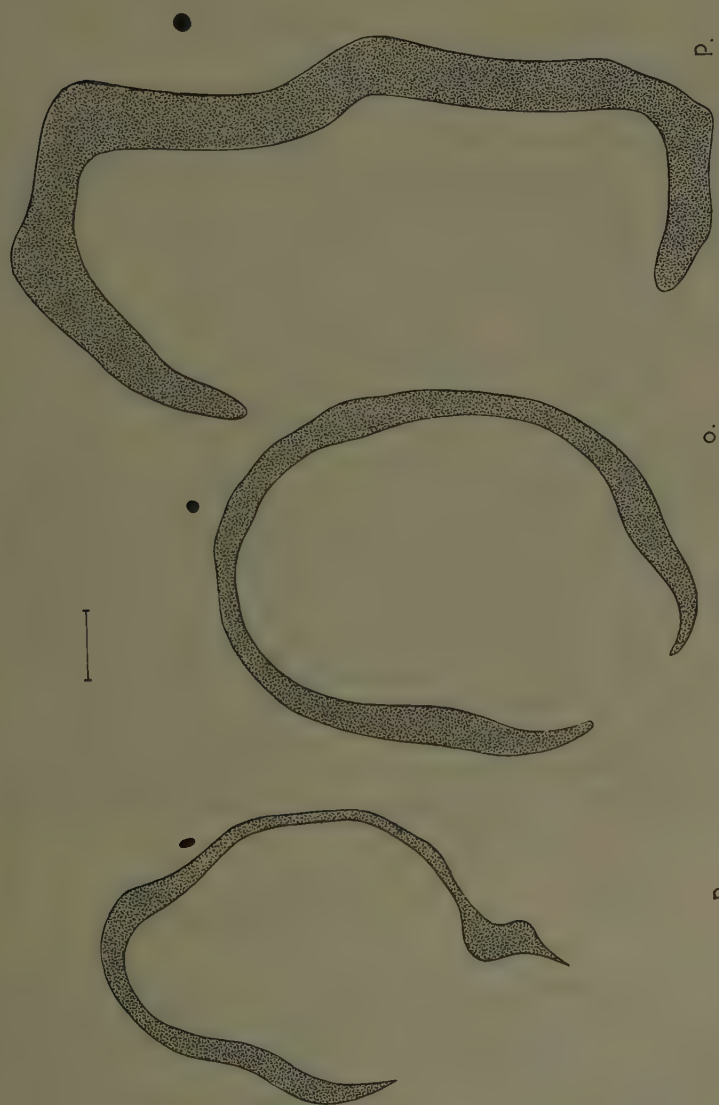


Fig. 47. MACRONUCLEI. n: *E. mutabilis*; o: *E. charron*; p: *E. harpa*.

de chacune des espèces que nous considérons comme distinctes, des noms de celles, toutes fictives, qui s'y ramènent¹⁸⁾.

Sur les 6 espèces d'*Euplotes* plus récemment décrites, nous avons cru reconnaître que 3 d'entre elles¹⁹⁾ devaient être confondues, la première avec *E. eurystomus*, les deux autres avec *E. patella*: il reste donc, outre *E. balteatus* et *E. novemcarinatus* précédemment cités, 3 espèces douteuses (nous n'en connaissons pas la structure infraciliaire) – *E. woodruffi*, GAW, 1939; *E. aberrans*, DRAGESCO, 1960; *E. thononensis*, DRAGESCO, 1960 – qui viennent s'ajouter aux 16 espèces décrites ici.

Autrement dit, le genre *Euplotes* ne comporte pas 44 espèces distinctes, mais 21.

Nous voudrions, avant de terminer, rappeler les faits suivants: chez chacune des espèces que nous avons rencontrées, les caractères se retrouvent fidèles à eux-mêmes quel que soit le lieu géographique de la récolte; les imprégnations récentes pour une espèce donnée (*E. crassus*, *E. harpa*, par exemple) sont en tous points comparables à celles faites par CHATTON il y a une vingtaine d'années; les conditions biologiques, pour variées qu'elles soient, ne semblent pas atteindre une espèce dans ce qui lui appartient de fondamental.

Sans vouloir certes minimiser des variations toutes temporaires qui demeurent possibles dans de très rares cas – mais les mécanismes de la morphogénèse, pour avoir une certaine rigueur, n'excluent pas les irrégularités imprévisibles – nous croyons donc pouvoir affirmer que les caractères spécifiques des *Euplotes* sont des caractères particulièrement stables: l'argyrome dorsal reconstitue toujours son schéma originel pour peu que les divisions soient assez espacées; le macronucleus, au cours de son évolution constante, traverse toujours un stade qui lui redonne son aspect caractéristique; les cirres frontaux-ventraux et les cinéties latéro-dorsales subissent des processus de bipartition qui respectent toujours le nombre qui leur est propre.

Le présent travail – qui a permis de voir que le genre *Euplotes*, s'il a relativement peu d'espèces, en possède de bien définies accusant une homogénéité certaine – propose ainsi un "matériel" de choix.

¹⁸⁾ Nous avons à dessein laissé de côté *E. terricola* décrit par PENARD en 1922, comme n'appartenant pas au genre *Euplotes*: malgré bien des affinités, il semble en effet qu'il faille l'en séparer à cause de l'existence d'une rangée de „cirres marginaux très fins.”

¹⁹⁾ *E. aediculatus*, PIERSON, 1943; *E. patella* var. *lemanii*, DRAGESCO, 1960; *E. leticiensis*, BOVEE, 1957.

TABLEAU I.

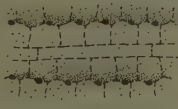
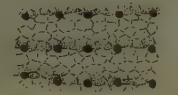
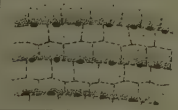

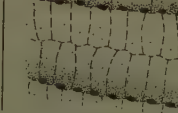


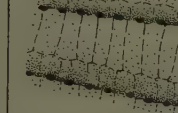










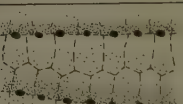
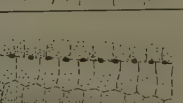
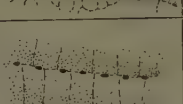
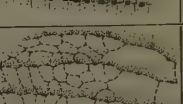
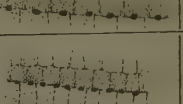






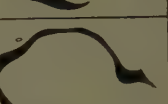

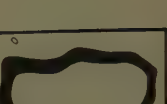
Espèce	<u>E. tegulatus</u> n.sp.	<u>E. gracilis</u>	<u>E. trisulcatus</u>	<u>E. elegans</u>	<u>E. eury stomus</u>	<u>E. cristatus</u>	<u>E. crenosus</u> n.sp.	<u>E. patella.</u>
Longueur moyenne : μ .	110	45	40	80	120	60	60	110
Argyrome dorsal								
Cinélies dorsales	6	7	7	8	8	8	8	9
Cirres fn-vlr.	9	9	10	9	9	10	10	9
Cirres transv.	5	5	5	5	5	5	5	5
Cirres caudaux	4	4	4	4	4	4	4	4
Macronucleus								

TABLEAU II.

Espèce	<u>E. vaneus</u>	<u>E. muscicola</u>	<u>E. plumipes</u>	<u>E. inky-stalis</u>	<u>E. crassus</u>	<u>E. mutabilis</u> n. sp.	<u>E. charon</u>	<u>E. harpa</u>
longueur moyenne: μ	90	60	120	70	100	95	90	130
Argyrome dorsal								
Cinéties dorsales	9	10	10	10	10	11	12	13
Cîmes fr.-vir.	10	9	9	10	10	10	10	10
Cirres transv.	5	5	5	5	5	5	5	5
Cirres caudaux	4	4	4	4, 5	5, 6	4, 5	5 à 8	4
Macronucleus								

* L'argyrome dorsal figuré ici est celui d'un opisthe en réorganisation après division: l'aspect le plus couramment observé est en effet celui (en haut) du néo-réseau enchevêtré (voir figure 39) tandis que l'aspect proprement spécifique est en fait celui du bas, plus rare. (cf. pp. 22 et 55).

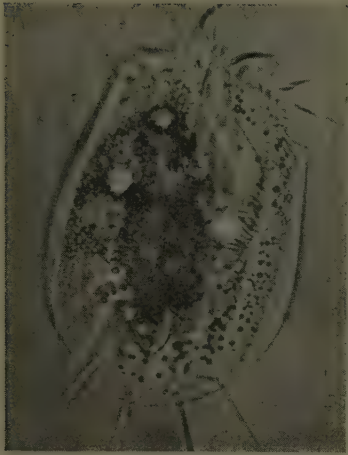


Fig. 48. *Euplotes patella* (in vivo).



Fig. 49. Membranes kystiques d'*E. muscicola*.



Figs. 50 et 51. Imprégnations argentiques des faces ventrale et dorsale chez *E. eurystomus*.

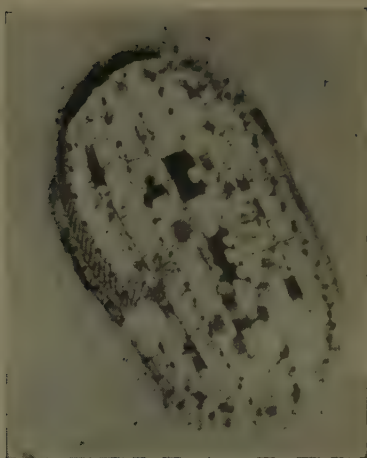


Fig. 52. *E. regulatus*, n. sp.
Imprégnation argentique de la face
dorsale.



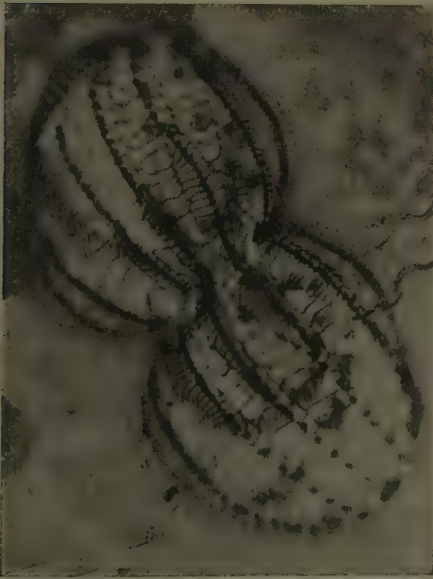
Fig. 53. *E. mutabilis*, n. sp. Image
de réorganisation dorsale: en haut,
le néo-réseau; en bas, l'ancien mon-
trant l'aspect spécifique.
(Imprégnation argentique).



Fig. 54. *E. crassus*: opisthe terminant
sa réorganisation.
(Imprégnation argentique).



Fig. 55. Division commençante
chez *E. crassus*.
(Imprégnation argentique).



Figs. 56 et 57. Fin de division chez *E. patella*: en haut, la face ventrale (presque achevée); en bas, la face dorsale, montrant les néo-réseaux encore en accroissement. Imprégnations argentiques.

VIII. RÉSUMÉ

1) – L'étude morphologique détaillée du genre *Euplotes* a permis de préciser les structures buccales, ciliaires, endoplasmiques et nucléaires; une analyse succincte des processus d'enkystement, étudiés chez 4 espèces, a été donnée.

Il a été montré qu'un certain nombre de prétendues „variétés” n'étaient que des déformations passagères dépendantes soit des différents moments de la nutrition, soit de la durée d'intercission qui est variable: d'où la nécessité de rechercher des caractères stables reconnaissables dans le genre tout entier, ne présentant cette fois que des variations d'ordre purement évolutif qui ne puissent, en aucun cas, altérer l'homogénéité spécifique.

2) – 4 caractères spécifiques fondamentaux ont alors pu être mis en évidence:

- a) le nombre des cinéties latéro-dorsales;
- b) la disposition des mailles de l'argyrome dorsal;
- c) le nombre de cirres frontaux-ventraux;
- d) la forme du macronucleus à l'état quiescent.

3) – La continuité de ces caractères spécifiques a été démontrée par l'étude des processus de réorganisation après division, notamment en ce qui concerne l'argyrome intercinétien dorsal et la forme du macronucleus. La nature des variations exceptionnelles pouvant affecter le nombre des cirres de la face ventrale ou celui des cinéties a été précisé: il ne s'agit là que de très rares cas de migration ou d'élimination sans répercussion essentielle.

4) – Afin de rechercher si les caractères spécifiques des *Euplotes* étaient susceptibles de s'altérer ou de se modifier suivant les conditions du milieu, des cultures clôniques de deux espèces, *E. eurystomus* et *E. patella*, ont été soumises à des températures diverses comme à des nourritures variées; l'action possible de certains sels a été aussi recherchée: le résultat de toutes ces expériences a été de montrer la remarquable stabilité, en toutes circonstances, des caractères spécifiques.

5) – L'analyse systématique des 4 caractères spécifiques chez toutes les formes d'*Euplotes* rencontrées, complétée par l'étude éventuelle d'autres caractères moins importants, a permis de définir et d'illustrer 16 espèces, dont 3 nouvelles; ce sont:

E. tegulatus, n. sp.; *E. gracilis*, KAHL; *E. trisulcatus*, KAHL;

E. elegans, KAHL; *E. eurystomus*, WRZESNIEWSKY; *E. cristatus*, KAHL; *E. crenosus*, n. sp.; *E. patella*, MÜLLER; *E. vannus*, MÜLLER; *E. musicola*, KAHL; *E. plumipes*, STOKES; *E. inkystans*, CHATTON; *E. crassus*, DUJARDIN; *E. mutabilis*, n. sp.; *E. charon*, MÜLLER; *E. harpa*, STEIN. Deux tableaux synoptiques, de plus, permettent leur identification rapide.

6) – De la discussion systématique donnée en conclusion, il résulte que le genre *Euplotes* est moins riche en espèces qu'il ne le paraissait jusqu'alors; au début de ce travail, on pouvait compter 44 espèces jugées différentes: compte tenu de 5 espèces non observées ici, (et qui du reste demeurent douteuses: on n'en connaît pas la structure infraciliaire), seules peuvent être retenues 21 espèces, 16 d'entre elles étant définies par des caractères spécifiques particulièrement stables.

IX. LISTE DES ESPÈCES CITÉES

<i>Coccudina keromina</i> , BORY	40
<i>Euplotes aberrans</i> , DRAGESCO	13, 27, 66
<i>Euplotes aediculatus</i> , PIERSON	33, 36, 66
<i>Euplotes affinis</i> , KAHL	58
<i>Euplotes affinis</i> , var. <i>tricirrata</i> , KAHL	58
<i>Euplotes alatus</i> , KAHL	58
<i>Euplotes appendiculatus</i> , EHRENBERG	57
<i>Euplotes balteatus</i> , DUJARDIN	65, 66
<i>Euplotes bisulcatus</i> , KAHL	32
<i>Euplotes carinatus</i> , STOKES	40
<i>Euplotes caudatus</i> , MEUNIER	43
<i>Euplotes charon</i> , MÜLLER	9, 10, 13, 24, 53, 57 , 73
<i>Euplotes crassus</i> , DUJARDIN	2, 9, 18, 19, 24, 37, 52 , 66, 73
<i>Euplotes crassus</i> , var. <i>minor</i> , KAHL	52, 57
<i>Euplotes crenosus</i> , n. sp.	39 , 64, 73
<i>Euplotes cristatus</i> , KAHL	4, 37 , 73
<i>Euplotes elegans</i> , KAHL	10, 13, 21, 31 , 73
<i>Euplotes elegans</i> , forma <i>littoralis</i> , KAHL	32
<i>Euplotes eurystomus</i> , WRZESNIEWSKI	2, 10, 21, 24, 25, 27 28, 33 , 40, 47, 48, 49, 50, 51, 60, 61, 66, 73
<i>Euplotes extensus</i> , FRESENIUS	43
<i>Euplotes gracilis</i> , KAHL	21, 29 , 33, 72
<i>Euplotes harpa</i> , STEIN	13, 43, 58 , 66, 73
<i>Euplotes inkystans</i> , CHATTON	4, 9, 13, 24, 50 , 64, 73
<i>Euplotes leticiensis</i> , BOVEE	40, 66
<i>Euplotes longipes</i> , CLAPARÈDE & LACHMANN	43
<i>Euplotes marioni</i> , GOURRET & ROESER	43
<i>Euplotes moebiusi</i> , KAHL	10, 57

<i>Euplotes moebiusi</i> , forma <i>quadricirratus</i> , KAHL	57
<i>Euplotes modunensis</i> , BALBIANI	33
<i>Euplotes muscicola</i> , KAHL 4, 14, 21, 25, 33, 45 , 50, 73	
<i>Euplotes muscicola</i> , forma <i>alatus</i> , KAHL	45
<i>Euplotes muscicola</i> , forma <i>bialatus</i> , KAHL	45
<i>Euplotes mutabilis</i> , n. sp. 9, 22, 24, 25, 54 , 64, 73	
<i>Euplotes novemcarinatus</i> , WANG	65, 66
<i>Euplotes paradoxa</i> , KENT	40
<i>Euplotes patella</i> , MÜLLER. 2, 6, 10, 15, 18, 19, 21, 28, 33, 34, 36, 37 40, 66, 73	
<i>Euplotes patella</i> , forma <i>alatus</i> , KAHL	40
<i>Euplotes patella</i> , forma <i>latus</i> , KAHL	40
<i>Euplotes patella</i> , var. <i>lemanii</i> , DRAGESCO	40, 66
<i>Euplotes patella</i> , forma <i>planctonicus</i> , KAHL	40
<i>Euplotes patella</i> , forma <i>typicus</i> , KAHL	40
<i>Euplotes plumipes</i> , STOKES. 4, 47 , 61, 73	
<i>Euplotes taylori</i> , GARNJOBST	13, 57
<i>Euplotes tegulatus</i> , n. sp. 13, 26 , 64, 72	
<i>Euplotes terricola</i> , PENARD	66
<i>Euplotes thononensis</i> , DRAGESCO	66
<i>Euplotes trisulcatus</i> , KAHL	39 , 72
<i>Euplotes truncatus</i> , EHRENBERG	33
<i>Euplotes vannus</i> , MÜLLER 25, 43 , 52, 54, 55, 56, 73	
<i>Euplotes vannus</i> , var. <i>balticus</i> , KAHL	52
<i>Euplotes variabilis</i> , STOKES 33, 34, 40	
<i>Euplotes violaceus</i> , KAHL	52
<i>Euplotes viridis</i> , EHRENBERG	40
<i>Euplotes woodruffi</i> , GAW 24, 66	
<i>Euplotes worcesteri</i> , GRIFFIN	43
<i>Kerona patella</i> , MÜLLER	40
<i>Ploesconia affinis</i> , DUJARDIN	58
<i>Ploesconia cithara</i> , DUJARDIN	58
<i>Ploesconia charon</i> , DUJARDIN	57
<i>Ploesconia crassa</i> , DUJARDIN	52
<i>Ploesconia longiremis</i> , DUJARDIN	58
<i>Ploesconia patella</i> , DUJARDIN	40
<i>Ploesconia radiosa</i> , DUJARDIN	57
<i>Ploesconia subrotunda</i> , DUJARDIN	57
<i>Trichoda cimex</i> , MÜLLER	57
<i>Trichoda patella</i> , MÜLLER	40

X. BIBLIOGRAPHIE

- BALBIANI, G. - 1860 - Etude sur la reproduction des protozoaires. Du rôle des organes générateurs dans la division spontanée des Infusoires ciliés. *J. Physiol.*, III, 71—87.
- BONNER, J. T. - 1954 - The development of cirri and bristles during binary fission in the ciliate *Euplotes eurystomus*. *J. Morph.*, LXXXV, 95—108.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J. B. G. M. - 1824 - Encyclopédie méthodique; *Histoire nat. des Zoophytes*, II, „Microscopiques”, 515—543.
- BOVEE, E. C. - 1956 - A *Euplotes* from the Amazon River. *J. Protozool.*, III, (supplement) 4.
- BOVEE, E. C. - 1957 - *Euplotes leticiensis*, n. sp., from the Letician Drainage into the Amazon River. *J. Protozool.*, IV, 124—128.
- BUTSCHLI, O. - 1887—89 - Infusoria. *Bronn's Klassen und Ordnungen*, Leipzig. 1099—1945.
- CHATTON, E. & LWOFF, A. - 1930 - Imprégnation, par diffusion argentique, de l'infraciliature des Ciliés marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dessiccation. *C. R. Soc. Biol.*, CIV, 834—836.
- CHATTON, E. & LWOFF, A. - 1935 - Les Ciliés apostomes. I. Aperçu historique et général; étude monographique des genres et des espèces. *Arch. Zool. exp. et gén.*, LXXVII, 453 p.
- CHATTON, E. & SÉGUÉLA, J. - 1940 - La continuité génétique des formations ciliaires chez les ciliés Hypotriches. Le cinétome et l'argyrome au cours de la division. *Bull. Biol. France Belgique*, LXXIV, 349—442.
- CLAPARÈDE, E. & LACHMANN, J. - 1857—61 - Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. *Mem. Inst. Genev.* 3 vol. pp. 482—291.
- COHEN, B. M. - 1934a - The effect of conjugation within a clone of *Euplotes patella*. *Genetics*, XIX, 25—39.
- COHEN, B. M. - 1934b - On the inheritance of body form and of Certain other characteristics, in the conjugation of *Euplotes patella*. *Genetics*, XIX, 40—61.
- DRAGESCO, J. - 1960 - Les ciliés mésopsammiques littoraux. *Travaux de la Station Biologique de Roscoff*.
- DUJARDIN, F. - 1841 - Histoire naturelle des Zoophytes infusoires, comprenant la physiologie et la classification de ces animaux. Paris, De Roret, 684 p.
- EHRENBERG, C. G. - 1838 - Die Infusionsthierchen als Vollkommene Organismen. *Leipzig, L. Voss*, 547 p.
- FAURÉ-FREMIET, E. - 1952 - Symbiontes bactériens des Ciliés du genre *Euplotes*. *C. R. Acad. Sci.*, CCXXXV, 402—403.
- FAURÉ-FREMIET, E., GAUCHERY, M., & TUFFRAU, M. - 1954 - Les processus de l'enkystement chez *Euplotes muscicola* KAHL. *Bull. Biol. France Belgique*, LXXXVIII, 154—167.
- FAURÉ-FREMIET, E., ROUILLER, CH., & GAUCHERY, M. - 1957 - La réorganisation macronucléaire chez les *Euplotes*. Etude au microscope électronique. *Exp. Cell Res.*, XII, 135—144.
- FRESENIUS, G. - 1865 - Die Infusorien Seewasseraquariums. *Zool. Garten*, VI, 81—89 et 121—129.
- GARNJOBST, L. - 1928 - Induced Encystment and Excystment in *Euplotes taylori*, sp. nov. *Physiol. Zool.*, I, 561—575.
- GAW, H. ZANYIN. - 1939 - *Euplotes woodruffi*, sp. nov. *Arch. Protistenk.*, LXXXIII, 5 p.

- GELEI, J. von - 1934 - Die Vermehrung der Sinneshaare von *Euplotes* während des Teilungsprozesses. *Zool. Anz.*, CV, 258—266.
- GOURRET, P., & ROESER, P. - 1885 - Contributions à l'étude des Protozoaires de la Corse. *Arch. Biol.*, VIII, 156—158.
- GOURRET, P. & ROESER, P. - 1886 - Les Protozoaires du vieux-port de Marseille. *Arch. Zool. exp. et gen.* 2^e série, IV, 443—534.
- GRIFFIN, L. E. - 1910 - *Euplotes worcesteri*, sp. nov.: I. Structure. II. Division. *Philipp. J. Sci.*, V, 291—312, 315—336.
- HAMMOND, D. M. - 1937 - The neuromotor system of *Euplotes patella* during binary fission and conjugation. *Quart. J. micr. Sci.*, LXXIX, 507—558.
- JACOBSON, I. - 1931 - Fibrilläre Differenzierungen bei Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, LXXV, 31—100.
- KAHL, A. - 1928 - Die Infusorien (Ciliata) der Oldesloer Salzwasserstellen. *Arch. Hydrobiol.*, IXX, 50—123, 189—246.
- KAHL, A. - 1932 - Die Tierwelt Deutschlands. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). *Jena, Gustav Fischer.* 689 p. (*Euplotes*: 628).
- KENT, W. S. - 1880—81. A manual of the Infusoria. London, David Bogue. 2 vol. 913 p.
- KLEIN, B. - 1926 - Über eine neue Eigentümlichkeit der Pellicula von *Chilodon uncinatus* EHRBG. *Zool. Anz. Leipzig*, LXVII, 160—162.
- KLEIN, B. - 1936 - Beziehungen zwischen Maschenweite und Bildungsvorgängen im Silberliniensystem der Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, LXXXVIII, 22 p.
- MAUPAS, E. - 1888 - Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 2^e série, VI, 165—277.
- MAUPAS, E. - 1889 - Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 2^e série, VII, 149—517.
- MELANT, A. - 1922 - Sur les conditions qui déterminent l'encystement d'un Infusoire marin: *Euplotes harpa*, STEIN. *Bull. Acad. Belgique*, VIII, 406—416.
- MEUNIER, A. - 1910 - Microplancton des mers de Barents et de Kara. *Duc d'Orléans, campagne arctique de 1907. Bruxelles, Ch. Bulens*, 355 p.
- MINKIEWICZ, R. - 1901 - Etude sur les Protozoaires de la Mer Noire; I. l'organisation, la multiplication et la position systématique du genre *Euplotes* EHRBG. *Trav. Soc. Nat. de Kasan*, XXXV, 67 p.
- MOBIUS, K. - 1888 - Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler Bucht. *Arch. Naturg.*, LIV, 81—116.
- MÜLLER, O. F. - 1773—74. - Vermium terrestrium et fluvatilium seu animalium infusorium, helminthicorum et testaceorum, non marinorum, succincta historia. *Havniae et Lipsiae*. 2 vol.
- MÜLLER, O. F. - 1786 - Animalcula infusoria fluviatilia et marina. *Havniae, O. Fabricii*, 367 p.
- PENARD, E. - 1922 - Etudes sur les Infusoires d'eau douce. *Genève, Georg et Cie*, 331 p.
- PIERSON, B. F. - 1943 - A comparative morphological study of several species of *Euplotes* closely related to *Euplotes patella*. *J. Morphol.*, LXXII, 125—165.
- PROWAZEK, S. - 1902 - Protozoenstudien III, *Euplotes harpa*. *Arb. Zool. Inst. Univ. Wien.*, XIV, 81—88.
- REES, J. VAN - 1881 - Zur Kenntnis der Bewimperung von Hypotrichen Infusorien. *Niederl. Arch. Zool.*, V, 28 p.
- ROTH, L. E. - 1957 - An electron microscope study of the cytology of the protozoan *Euplotes patella*. *J. biophys. biochem. Cytol.*, III, n° 6, 985—1000.

- STEIN, F. - 1849 - Untersuchungen über die Entwicklung der Infusorien. *Arch. Naturg.*, XV, 92—148.
- STEIN, F. - 1859—67 - Der Organismus der Infusionsthier. I. Allgemeiner Theil und Naturgeschichte der Hypotrichen Infusionsthier. *Leipzig, A. Engelmann*, 2 vol.
- STOKES, A. C. - 1887 - Some new Hypotrichous Infusoria from American Fresh Waters. *Ann. Mag. N. Hist.*, 5^o, XX, 104—114.
- STOKES, A. C. - 1888 - A preliminary contribution toward a history of the fresh-water Infusoria of the United States. *J. Trenton Nat. Hist. Soc.*, I, 71—365.
- TAYLOR, C. V. - 1923 - The contractile vacuole in *Euplotes*. *J. exp. Zool.*, XXXVII, 259—289.
- TAYLOR, C. V. & FARBER, W. P. - 1924 - Fatal effects of the removal of the micronucleus in *Euplotes*. *Univ. California Publ. Zool.*, XXVI, 131—144.
- TUFFRAU, M. - 1954 - Les caractères spécifiques dans le genre *Euplotes* (Note préliminaire). *Bull. Soc. Zool. de France*, LXXIX, 463—465.
- TUFFRAU, M. - 1959 - Un dispositif simple pour l'observation durable *in vivo* des microorganismes. *Hydrobiologia*, XIII, 316—318.
- TURNER, J. P. - 1930 - Division and conjugation in *Euplotes patella* EHRENBURG with special reference to the nuclear phenomena. *Univ. California Publ. Zool.*, XXXIII, 193—258.
- TURNER, J. P. - 1933 - The external fibrillar system of *Euplotes*. with notes on the Neuromotor Apparatus. *Biol. Bull.*, LXIV, 53—66.
- WALLENGREN, H. - 1900 - Zur Kenntniss der vergleichenden Morphologie der Hypotrichen Infusorien. *K. Svenska vet.-Akad. Handlingar*, XXVI, 31 p.
- WALLENGREN, H. - 1901 - Zur Kenntniss des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Theilung der Hypotrichen Infusorien. *Zool. Jahrb. Abt.-Anat.*, XV, 59 p.
- WANG, C. C. - 1930 - Notes on some new and rare species of hypotrichous Infusoria. *Cont. Biol. Lab. Sci. Soc. China*, VI, 9—18.
- WRZESNIEWSKI, A. - 1870 - Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warschau. *Z. wiss. Zool.*, XX, 467—511.
- YOCUM, H. B. - 1918 - The Neuromotor apparatus of *Euplotes patella*. *Univ. California Publ. Zool.*, XVIII, 337—396.

Contribution to the comparative physiology and genetics of the european salmonidae

III. Temperature resistance at different ages

by

J. T. SPAAS ¹⁾

INTRODUCTION

In order to obtain some complementary information concerning physiological differences between salmon (*Salmo salar*), seatrout (*Salmo trutta trutta*) and browntrout (*Salmo trutta fario*), we have compared their temperature resistance at different ages and in relation to the individual size.

FRY, BRETT & CIAWSON (1942), BRETT (1944—1956), FRY (1942—1951), HART (1947—1952) and other research workers of the ONTARIO FISHERIES RESEARCH LABORATORY of Toronto discussed the sensitivity of fishes to temperature variations: they measured on quite a number of species the temperature resistance and the rate of acclimatation to higher or lower temperatures, and for some species also the metabolic rate and the activity. From these studies, the temperature resistance appeared a most typical and easily measurable physiological character.

In addition we have tried to find in the forms of salmonidae here considered a parallelism between eventual differences in temperature resistance and other, earlier described characters as developmental rate, viability and growth during the embryonic stages (SPAAS & HEUTS (1958)).

¹⁾ Present address: Kipopo P. B. 224 Elisabethville, Belgian Congo

METHOD

The basic method for measuring the temperature resistance and -limits of fishes described by DOUDOROFF (1942) and the higher cited authors can be resumed as follows:

The temperature resistance is measured by the mean resistance time when fishes are suddenly moved from their acclimation temperature to a higher lethal temperature. The mean lethal temperature — by definition the temperature at which the mean resistance time equals 24 hours, — is consecutively calculated by extrapolating the time data of the temperature resistance measurements for a given acclimation temperature.

In this study the temperature resistance will be determined by increasing the temperature at the rate of one degree a day up to the death of all fishes. The approach of the upper lethal temperature will thus be gradual and death will thus not be caused by a sudden change from the acclimation to the lethal temperatures.

Once the lethal range is reached the mortality is controlled every hour. The calculation of the mean lethal temperature is consecutively based upon a time of 24 hours schedule for a temperature increase of 1°C ; the lethal temperature of a fish, who died 12 hours after the temperature changed from 25 to 26°C . for instance, has been expressed as $25,5^{\circ}\text{C}$.

The lethal temperature measured this way, corresponds nearly to the ultimate upper lethal temperature.

From the experiments on thermal requirements of fishes by DOUDOROFF (1942) BRETT (1944), HART (1947) can be concluded indeed that a temperature increase at the rate of one degree Celcius a day brings the acclimation level to the highest temperature at which 50% of the fishes survive during 24 hours. This temperature is called the ultimate upper lethal temperature. Since the mean lethal temperature is measured in our experiments by an increase at the rate of one degree every 24 hours, we may assume that the value here obtained for the mean lethal temperature is nearly equivalent to the ultimate upper lethal temperature.

The data recorded on the experimental fish are not only the chronological order of death, but also the standard length and the weight, in order to calculate the correlation between temperature resistance and standard length and weight. This statistical analysis has been performed in the yearling groups where sufficient measurable fishes were available. Three age groups have been investigated: 1° Salmon and seatrout alevin with the same prehistory (see table I). 2° Salmon, seatrout and browntrout yearlings from the Howietoun Hatcheries near Stirling.

TABLE I.

Mean Lethal Temperature, Weight and Standard Length of Salmon and Browntrout Alevin.

	Salmon (21)	Browntrout (65)	tM	P.
Mean lethal temperature	27.64°C \pm 0.18	25.46°C \pm 0.21	7.95	0.001
Mean Weight	0.122 gr.	0.085 gr.		
Mean Standard Length	21 mm.	19.8 mm.		

History: Incubation Temperature: 7.2°C. (Howietoun Hatchery);
 From 1st to 7th day after eclosion: 13°C.
 From 8th to 18th day after eclosion: 7°C.

3° Salmon, seatrout and browntrout parr from the Tay river and tributaries.

Their age has been determined by scale reading.

Experiments concerning fishes of one age group are done at the same time, in identical experimental conditions. A sample salmon, seatrout and browntrout parr, for instance, are kept in three separate aquariums, which are covered with a fine mashed screen, and sub-

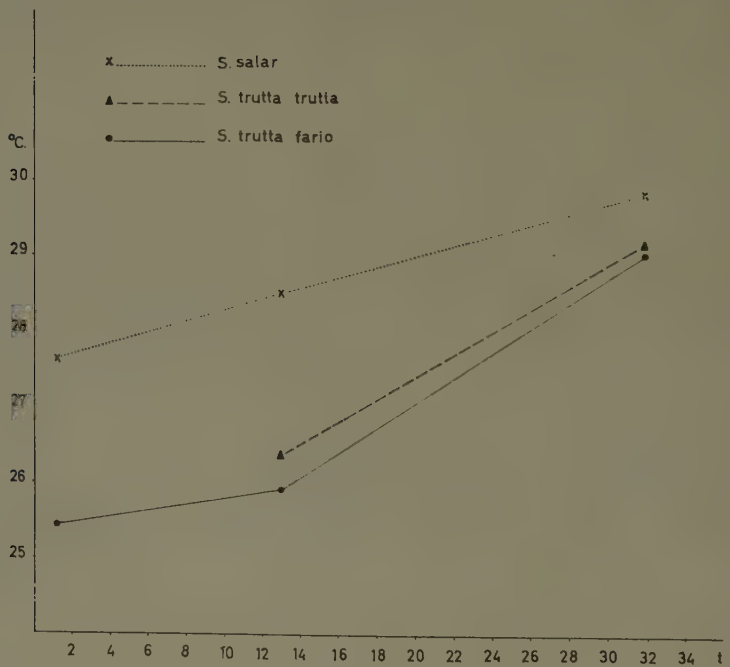


Fig. 1.

The mean lethal temperature in function of the age.

merged in one common heating bath at room temperature. The water is well stirred in the bath and in the aquariums as to provide a homogeneous distribution of the temperature and a constant aeration. To make sure that no other environmental factors than the temperature could have any lethal effect, the oxygen concentration was regularly measured in order to prevent an eventual influence of low partial oxygen pressures on the metabolic rate (FRY & HART (1948) and GRAHAM (1949)).

Feeding has been stopped to prevent fermentation of the excrements.

RESULTS

As shown in fig. 1 the temperature resistance of the three forms increases with the age; the differences in mean lethal temperature between the three age classes of the salmon and between the yearling and parr of seatrout and browntrout ($P = 0,001$) (table IV) are significant.

Since the temperature resistance increases with the age, a similar increase with relation to length and weight is to be expected. To

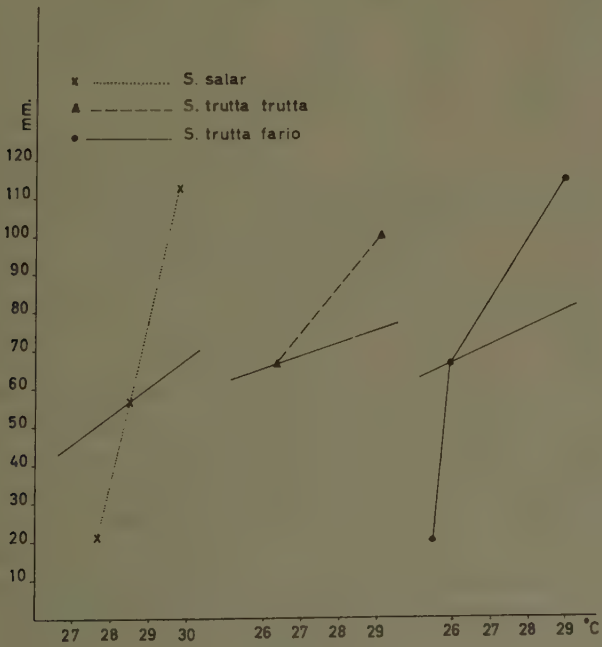


Fig. 2.

The momental regression for the yearlings and the curves representing for the age classes, the relation standard length - lethal temperature.

distinguish the influence of age and size, the correlation between the individual temperature resistance (the chronological order of death) and the individual size (standard length (fig. 2) and weight (fig. 3)) of the yearlings is calculated. This correlation is graphically expressed by the regression line and in that way compared with the curve representing the mean lethal temperature of the different age classes.

The correlation between standard length or weight and individual temperature resistance is significantly positive ($P = 0,001$) for the three forms (table II). It is also clear that the slopes of the regression lines are very distinct from the curves representing the variation

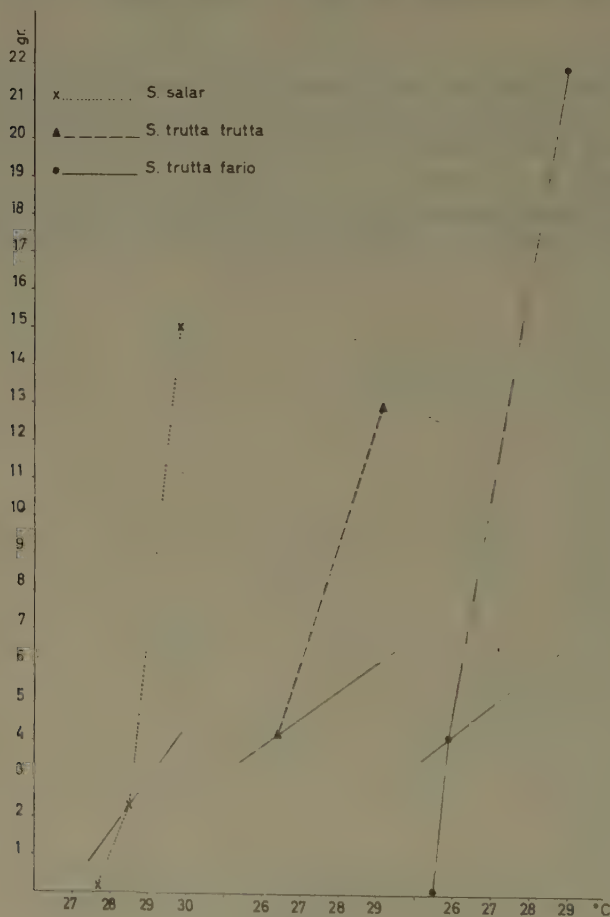


Fig. 3.

The momental regression for the yearlings and the curves representing for the age classes, the relation weight - lethal temperature.

TABLE II.

Mean lethal Temperature, Weight and Standard Length of Salmon, Seatrout and Browntrout Yearlings.

	<i>Browntrout</i> (43)	<i>Salmon</i> (54)	<i>Seatrout</i> (52)
Mean lethal temperature	25.91°C. \pm 0.28 10.8 (P = 0.001)	28.5°C. \pm 0.08 9.42 (P = 0.001)	26.38°C. \pm 0.21
Mean weight	4.14 \pm 0.37	2.25 \pm 0.159	4.21 \pm 0.001 gr.
r (weight—M. leth. T°), (P)	+ 0.6 (P = 0.001)	+ 0.72 (P = 0.001)	+ 0.52 (P = 0.001)
byx	+ 0.78	+ 1.44	+ 0.702
Vbyx St	0.0255 0.1597	0.0356 0.1886	0.0255 0.1597
tb (P)	4.88 (P = 0.001)	7.63 (P = 0.001)	4.39 (P = 0.001)
tM (P)	B-Sa 2.67 (P = 0.01)	Sa-Se 2.98 (P = 0.01)...	
Mean Standard length	66.6 \pm 2.01	56.6 \pm 1.028	66.45 \pm 1.31
r (ST. L—M. leth. T°) (P)	+ 0.66 (P = 0.001)	0.61 (P = 0.001)	+ 0.55 (P = 0.001)
byx	+ 4.68	+ 7.68	+ 3.41
Vbyx Sb	0.6668 0.816	1.9005 1.38	0.5171 0.719
tb (P)	5.7 (P = 0.001)	5.56 (P = 0.001)	4.74 (P = 0.001)
tM (P)	B-Sa 1.87 (0.05 = P = 0.1)	Sa-Se 2.75 (P = 0.01)	

between the age classes. The standard length and the weight on the one side and the age on the other side have thus apparently a clearly distinct effect on the temperature resistance.

After having described the variation in each form we have to consider the differences in temperature resistance between the three salmonidae:

The differences between the seatrout and the browntrout are not statistically significant. The species *S. trutta* is however significantly less resistant than *S. salar*: the mean lethal temperature of the salmon is the highest in each age-group (fig. 1). According to tables I—III, the differences between the two species are very significant in the alevin and yearling groups (P = 0,001), still significant between salmon and browntrout parr (P = 0.02) and on the limits of significance between salmon and seatrout parr (P = 0,05).

The three forms thus begin at the parr stage to converge to a nearly common mean lethal temperature about 30° C.

It is further remarkable that the positive correlation between standard length, weight and individual temperature resistance, found in each of the three forms, does not exist between the forms; the salmon

TABLE III.

Mean lethal Temperature, Weight and Standard Length of Salmon, Seatrout and Browntrout parr.

	Browntrout	Salmon	Seatrout
Mean lethal temperature:	29.0°C. \pm 0.113	29.8°C. \pm 0.27	29.15°C. \pm 0.14
tM (P)		2.73 (P 0.02)	2.13 ($^{\circ}$ 0.05)
Mean weight	21.823 \pm 0.67	15.042 \pm 0.3	12.91 \pm 0.377 gr.
Mean standard length	115.0 \pm 4.41	112.4 \pm 1.05	100.1 \pm 2.62 mm.

TABLE IV.

Age-Difference in Mean Lethal Temperature.

	Salmon Y—A	Salmon P—Y	Seatrout P—Y	Browntrout P—Y
t	4.36	4.64	10.99	12.82
P	0.001	0.001	0.001	0.001

yearlings are smaller but more resistant than the trout yearlings. The salmon is during the parr stage still the most resistant, while his size is intermediate between the size of browntrout and seatrout.

DISCUSSION

The temperature resistance, expressed by the mean ultimate upper lethal temperature, is obviously different between *S. saler* and *S. trutta*.

The difference between both species decreases however with the age as shown in fig. 1. It seems likely that all three forms converge to a common lethal temperature at a more advanced age not covered by our material. Any conclusion concerning the interspecific differences in temperature resistance has thus to be limited to the age groups so far investigated.

The differences between *S. t. trutta* and *S. t. fario* are statistically not significant, although there is an indication that seatrout has a higher mean lethal temperature at the two investigated stages. The discussion of the experimental data will thus be limited to the well established differences between salmon and trout.

Its higher mean lethal temperature suggests that the salmon is adapted to warmer waters than the trout. A general relation has been shown indeed by HART (1947) and (1952) and BRETT (1956), between the higher ultimate upper lethal temperature of a species and its adaptation to warmer waters. Since the mean lethal temperature

measured here corresponds with the ultimate upper lethal temperature, the salmon may be considered as the more thermophilic species.

The extension of this general relationship thus set for can however not entirely be justified without further evidence. As it has been explained by BRETT (1956) the activity of some species is reduced at temperatures approaching the lethal level, while the activity of other species increases gradually with the temperature until the ultimate upper lethal temperature is reached. The species which shows a reduced activity in the higher temperature range, cannot maintain its vital activities, and its higher temperature resistance is of comparatively little survival value. Any conclusion concerning the temperature adaptation of both salmonidae depends thus upon their activity scope. As far as we know, no data are available concerning the activity of *S. salar* in relation to the temperature. Only the activity of two *Salmo* species *S. trutta* and *S. gairnerii* is known from a study by FRY (1948). Both species show an increase of their activity when the temperature approaches the ultimate upper lethal temperature. Since the activity scope of the salmon remains unknown, the temperature resistance experiments alone, thus give not enough evidence of a distinct temperature adaptation of salmon and trout.

However the existing differences are a valuable complementary information with respect to earlier experiments on the same salmonidae. From the study of the embryonic development, survival and growth on salmon, seatrout and browntrout by SPAAS & HEUTS (1958), some evidence is available which indicates a greater thermophily of the salmon. From this study appeared that the embryonic developmental rate, survival and growth in relation to the temperature are characterised, in the three investigated salmonidae, by two optima, which are both higher for the salmon (4,5° and 10,5° C) than for the trout (below 4° C and between 9 and 10° C).

Another evidence from the same experiments leading to the same conclusion, was the lower absolute developmental rate of the salmon compared with the trout. As it has been demonstrated by MOORE (1949 a and b) on *Rana pipiens* populations and *Rana* species, by MINAMORI (1952 and 1953) on *Cobitidae* and by HEUTS (1953 and 1956) on *Gasterosteus aculeatus* populations, a lower absolute developmental rate is characteristic for the more thermophilic forms. Applying this relationship between developmental rate and thermophily to seatrout and browntrout, the seatrout would be more thermophilic than the browntrout. Indeed the developmental rate of both trout is nearly the same at the lower temperatures (4 and 7,8° C), but lower for the seatrout than for the browntrout at somewhat higher but still normal temperatures. (9,3, 10,6 and 12.5° C). (SPAAS & HEUTS - 1958).

The study of the embryonic stages and, to a certain extent, the temperature resistance experiments, converge to the conclusion that the thermophily increases from trout to salmon and that there are some indications for such an increase from browntrout to seatrout.

In how far now does this experimental classification with respect to thermal adaptation match the ecological distribution of the three forms? The salmonidae here considered were all original from nearly the same region of Scotland, the Howietoun hatcheries or the Tay river system. To test the experimental conclusions on the distribution in the Tay river system, we will of course consider only the juvenile stages, we studied.

The adult salmon spawns as well in the highest accessible headwaters as in the lower parts of the rivers. Its alevin afterwards stay near the beds till the absorption of the yolk sac. The fry remains in the shallow waters of the tributary where they are born, but slowly come down to shelter in the deeper pools during the winter. In the next springtime, the parr will descend the tributary and remain in the rivers or change into smolt and descend the main river to the sea.

The seatrout distribution, as distinct from that of the salmon, is merely characterised by a lower situation in altitude of the spawning grounds. The seatrout rivers are more lowland rivers. The seatrout stays generally in warmer waters than the salmon at the alevin and fry stage. At the parr stage it becomes impossible to distinguish any difference in distribution area between both forms.

The browntrout spawns merely in small highland rivers. Although its spawning grounds are well distinct from those of the salmon, they are situated in nearly the same temperature zone. Comparing the extreme limits of the spawning zones of browntrout and salmon, we find only browntrout in the highest, most inaccessible highland rivers, while salmon spawns in lower rivers that browntrout does.

Considering the alevin and fry stages, we will find browntrout in the coldest waters, and salmon in yet colder waters than seatrout, while the biggest part of the distribution zones of these three forms overlap. At the parr stage it becomes completely impossible to show clearly distinct distribution zones between the three forms.

According to the ecological distribution one will expect thus the thermophily to increase in the order browntrout, salmon, seatrout. This ecological distribution does not match the experimental classification, which showed an increasing thermophily in the order trout-salmon, with only some indications for such an increase from browntrout to seatrout.

The general rule established by FRY, BRETT, HART and others, showing a relation between the ecological distribution and the experimental ultimate temperature limits of different species, seems not to

apply to very related forms. Other physiological characters determine probably the distribution of the salmonidae considered here.

SUMMARY

1. The temperature resistance measured by the ultimate upper lethal temperature was determined in salmon seatrout and browntrout, alevin, fry and parr.
2. The temperature resistance increases with the age from the alevin to the parr stage.
3. The individual temperature resistance of the yearlings is in each form positively correlated with the individual standard length and weight.
4. The salmon is characterised by a higher temperature resistance as distinct from trout at the three considered age classes.
5. These interspecific differences in temperature resistance decrease from the alevin (1 months old) to the parr stage (32 months old).
6. No significant differences were found between seatrout and browntrout.
7. The differences in temperature resistance, measured by the ultimate upper mean lethal temperature, indicate that the salmon is possibly more thermophilic than the trout. This has been confirmed by the data on the embryonic developmental rate, viability and growth, reported by SPAAS & HEUTS (1958). From slight differences in embryonic developmental rate between seatrout and browntrout can be supposed that the seatrout is more thermophilic than the browntrout.
8. The ecological distribution does not match the experimental classification with respect to thermal adaptation.

LIST OF LITERATURE

- BRETT, J. R. - 1944 - Some lethal temperature relations of Algonquin Park Fishes., *Univ. Toronto, Stud. Biol. Ser.* 52, 1—49.
- BRETT, J. R. - 1946 - Rate of gain of heat tolerance in goldfish (*Carassius auratus*), *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.* 53, 9—28.
- BRETT J. R. - 1952 - Temperature Tolerance in young Pacific Salmon Genus *Oncorhynchus*, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 9, 265—323.
- BRETT, J. R. - 1956 - Some principles in the thermal requirements of fishes, *Quart. Rev. Biol.*, 31, 2, 75—87.
- DOUDOROFF, P. - 1942 - The resistance and acclimatization of fishes to temperature changes. I. Experiments with *Girella nigricaus* (AYRES). *Biol. Bull. Wood's Hole*, 83, 219—244.
- FRY, F. E. J. - 1947 - Effects of the environment on animal Activity, *Univ. Toronto, Stud. Biol. Ser.* 55, 1—62.

- FRY, F. E. J. - 1948 - Temperature relations of Salmonids. *Proc. Canad. Com. Freshw. Fish. Res.* 1st. Meet D.
- FRY, F. E. J. - 1951 - Some environmental relations of the speckled trout (*Salvelinus fontinalis*), *Proc. N. E. Atlantic Fish. Conf.* May, 1—29.
- FRY, F. E. J., J. R. BRETT & G. H. CAWSON - 1942 - Lethal limits of temperature for young goldfish. *Rev. Canad. Biol.* 1, 50—56.
- FRY, F. E. J. & J. S. HART - 1948 - Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 7, 169—175.
- FRY, F. E. J., J. S. HART & K. F. WALKER - 1946 - Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout, (*Salvelinus fontinalis*), *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.* 54, 1—35.
- GRAHAM, J. M. - 1949 - Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of speckled trout, (*Salvelinus fontinalis*). *Canad. J. Res.* 27, D, 270—288.
- HART, J. S. - 1947 - Lethal temperature relations of certain fish of the Toronto region, *Trans. Roy. Soc. Can.* 41, 57—71.
- HART, J. S. - 1951 - Interspecific and intraspecific variation of lethal temperature in fish. *Fed. Proc.* 10, 46.
- HART, J. S. - 1952 - Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater fish. *Univ. Toronto Stuc. Biol. Ser.* 60, 1—79.
- HEUTS, M. J. - 1953 - Theorien und Tatsachen der biologischen Evolution. *Zool. Anz. Suppl.* 17, 409—429.
- HEUTS, M. J. - 1956 - Temperature adaptation in *Gasterosteus aculeatus*. *Publ. Staz. Zool. Napoli.* XXVIII, 44—61.
- MINAMORI, S. - 1952 - Physiological Isolation in Cobitidae. I. Two races of the striated Spinous Loach with special reference to the difference in their embryonic respiration. *J. Sci. Hiroshima Univ. B*, 1, 13, 199—212.
- MINAMORI, S. - 1953 - Physiological isolation in Cobitidae, II. Inviability of hybrids between the Mud Loach and some local races of Spinous Loachs *J. Sci. Hiroshima Univ. B*, 1, 14, 9, 125—149.
- MOORE, J. A. - 1949a - Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens*, *Evolution* 3, 1—24.
- MOORE, J. A. - 1949b - Patterns of evolution in the genus *Rana*, *Genetics Paleontology and Evolution* ed. by G. JEPSEN, E. MAYR, & G. G. SIMPSON - Princeton.
- SPAAS, J. T. & M. J. HEUTS - 1958 - Contributions to the comparative physiology and genetics of the European Salmonidae. II. Physiologie et Génétique du développement embryonnaire. *Hydrobiologia* XII, 1, 1—26.

Ecological studies on Olifantsvlei, near Johannesburg

by

A. D. HARRISON, P. KELLER and D. DIMOVIČ

with notes on the diatoms by B. J. CHOLNOKY

National Institute for Water Research, Pretoria.

It had been noted during a chemical survey that the polluted waters of the Klip and Klipspruit streams, near Johannesburg, were considerably improved after passing through a marshy region known as Olifantsvlei. The present survey was undertaken to determine more accurately the effects of the marsh on the polluted water, to find out what part the different regions of the marsh were playing in this purification, to work out the biology of the various regions and, if possible, to gain some idea of the processes taking place.

DESCRIPTION OF OLIFANTSVLEI

Whereas in the Western Cape the term "vlei" refers to a small lake, in the Transvaal it usually means a marshy region with or without open water. Olifantsvlei is a marshy region 14 miles south-west of Johannesburg, situated at the confluence of the Klip and Klipspruit streams.

The map shows that it is Y-shaped. The western arm, which receives water from the Klip, is really a peat bog overgrown with reeds and with very little open water except for a few small spaces in the reeds produced by peat cutting. The water trickles through the reeds or runs through a small channel along the north bank. This is mostly overgrown with reeds but there are a few open stretches. During the two wet summer seasons falling into the survey period, there was a strong flow along the north bank and through man-made pools near the farm, Rietfontein, on the south bank. During the dry seasons the northern channel dried up but there was always water in the pools near Rietfontein.

Olifantsvlei



The northern arm is formed by the Klipspruit; it is swampy with large patches of reeds but there is a fair amount of shallow, open water usually not more than a foot or eighteen inches deep. A deeper channel, 2—2½ feet deep, has been cut on the lower west bank to drain the swampy region to the north into the main body of the vlei. The bottom is mainly of deep mud resting on coarse sand, overgrown with *Lagarosiphon major*.

After the junction of the two arms of the vlei most of the water flows along the north bank. Towards the lower end of the vlei an embankment has been constructed to protect farms lands along the south bank. This acts as a dam and results in an area of much deeper water specially at the lower end where there is a weir. The depth here is about 7 to 8 feet. Below the weir there is a channel about 1½ to 2½ feet deep which carries the water out of the vlei through a pool about 6 feet deep and over a stony rapid into the Klip River. Most of the water runs along the north bank and through the deeper lake area but, during the rainy season, some from the western Klip arm runs below the embankment to the outlet.

Inflows and Pollution

Both inflowing streams are polluted and the pollution is of two distinct types:

(1) *Mineral Pollution*: Both the Klip and the Klipspruit receive a considerable amount of run-off and seepage water from gold mine dumps and slimes dams which contains a large amount of free sulphuric acid which sends the pH of the streams well down into the acid range. Both streams run over dolomite formations and the acid is slowly neutralised; the process is virtually complete in the Klipspruit by the time it reaches the vlei, except at the height of the rainy season, but the Klip is still acid. Both stream carry large amounts of sulphates, calcium and magnesium.

(2) *Organic Pollution*. The Klipspruit receives the effluent from the Klipspruit Sewage Works which handles sewage from the southern Johannesburg region and the African townships nearby. The effluent comes from biological filters, via humus tanks; most runs straight into the Klipspruit but some is sandfiltered and sent to a dam supplying Orlando Power Station with cooling water. Overflow from this dam also reaches the Klipspruit but is not a serious source of pollution. The Klipspruit in this region also receives severe incidental faecal pollution from the African and Coloured townships through which it flows. The main vlei receives some incidental human faecal pollution, pollution from grazing animals and run-off and seepage

from the sewage-irrigated Olifantsvlei Municipal Farm. There was no indication that the latter was a serious source of pollution.

The following sampling stations were established:

1. On the Klip River at the Potchefstroom road bridge just before it enters the vlei. This stream dried up towards the end of the dry season (October) but flowed again after the first rains (November).

2. On the Klipspruit before entering the vlei. 2a was at the Potchefstroom road bridge and 2b at the railway bridge a little nearer the vlei. The earlier samples were taken at 2a but from October, 1954, samples were taken from 2b which was found to be more convenient. Later in the survey a number of samples, mainly bacteriological, were taken at 2c a point $\frac{1}{2}$ mile below 2b but still above the vlei proper.

3. On the farm, Rietfontein, on the middle of the western arm. Samples were taken from the south bank.

4. At a point three quarters of a mile to the east of station 3 where samples were taken on the north bank. This station was only used twice as it was little different from station 3.

5. On the northern arm where the Klip town road makes a right angled corner. At this point the Klipspruit water has passed through about 2 miles of swamp.

6. Near the point of confluence of the waters of the two streams. The station was on a point of land jutting into the swamp across which was cut a drainage canal (see map). This canal carried Klipspruit water to the south of the point and, as the flow in the Klipspruit was greater than that in the Klip, the latter's water was forced away from the northern shore and mixing took place in the middle of the swamp.

7. The weir.

8. The outlet at the old road bridge.

METHODS OF SAMPLING AND EXAMINATION

1. Water samples were collected and analysed in the laboratory according to standard procedure. Temperatures were taken in the field.

2. *Fauna*. Samples of fauna were taken by sweeping a hand net through submerged vegetation. The hand net had a ring 26 cm in diameter and a bag of silk grit gauze of 25 meshes to the centimetre. The principle of combining small sweepings taken over a large area was adopted wherever possible. Samples were preserved by adding formalin directly to the bottles.

In the laboratory samples were washed through the same mesh of net, to remove as much mud as possible, placed in a dish and the

larger pieces of vegetable matter and detritus removed. The fauna was sorted and counted under a binocular dissecting microscope. When the bulk was large it was well mixed and three sub-samples taken, counted and average figures obtained.

3. *Phytoplankton and floating algae*. This was collected in the clear patches of water between weed beds and reeds with a net of 48 mesh/cm. A few millilitres of each sample were preserved in 4 % formalin but most was kept alive in aerated vessels. The live samples were well mixed and subsamples were counted in a Sedgewick-Rafter cell and the percentage composition determined. The magnification used for counting was usually 120x though sometimes 480x was used. The counting was always completed on the day of collection.

4. *Diatoms*. These were collected off the bottom, prepared and subjected to the Thomasson Analysis to obtain the percentage composition.

5. *Bacteria*. All samples for bacteriological analysis were subjected to a set of routine methods which were found to give a detailed and fairly comprehensive picture of the bacterial population of a stream exposed to sewage and/or faecal pollution. These methods permit the approximate determination of the degree of self-purification attained and indicate the saprobic zone into which any given part of a river could be classified; they allow for conclusions to be drawn as to the duration and consistency of existing pollutional conditions. The results are reproducible, sufficiently reliable and amenable to statistical treatment. Application of these methods is, however, largely limited to sewage-polluted streams, to sewage and sewage effluents and to instances of incidental faecal pollution. They are not applicable to clean streams where the naturally established bacterial population may not react to the specific testing procedures and where results may offer difficulties in interpretation. On the other hand, they may be applied successfully to raw water supplies and to waters treated for domestic and/or industrial uses and for the purpose of quality determinations of waters for recreational use.

Each sample was analysed according to the following combination of determinations:

(i) Total Count on Nutrient Agar at 37°C for 48 hours;

(ii) Fermentation Tube Tests in

(a) Lactose Broth at 37°C/48 hours;

(b) Brilliant Green Bile 2% at 37°C/48 hours;

(c) MacConkey Broth at 45°C/48 hours;

for determination of the Most Probable Number (MNP) of the coliform group and its components of possible faecal origin; and

(iii) specific tests

(a) for faecal streptococci in BAGG (buffered Azide Glucose Glycerol) Broth at 37°C/48 hours.

(b) for non-faecal coliforms, particularly *Aerobacter aerogenes*, in Koser's Citrate Medium at 37°C/48 hours.

All figures presented are geometrical means; by this procedure excessively high and excessively low individual results are compensated for. All results are expressed as MPN of organisms per 100 millilitres of sample.

Experience has shown that in future river survey work the incidence of obligate anaerobes, of moulds and *Actinomyces* spp. should be studied, as these constituents of the microflora will almost certainly prove significant in reaching definite conclusions.

RESULTS OF THE SURVEY

The Water.

Temperature. During the summer months temperatures between 19.5 and 27.5°C were recorded, the lower during rainy periods and the higher during dry. In the winter the range recorded was 3.0 to 13.0°C, the ponds in the peat bog at station 3 were frequently frozen over. Spring and autumn temperatures generally lay between these but the highest temperature recorded was 28.5°C at station 5 in October.

Chemical Analyses (Tables 1—3). As mentioned previously, Olifantsvlei receives water from two main sources, the Klip River and the Klipspruit.

1. *Klip River Water.* Tables 1 to 3 indicate the quality of the water from the Klip (station 1) and from the farm, Rietfontein (station 3).

The Klip showed little sign of organic pollution except for fairly high ammonia nitrogen figures during autumn and winter. This largely disappeared by the time the water reached station 3.

The main feature of the water was the mineral pollution from the mines. The stream was strongly acid during the wet season (November to March) but the pH rose during the dry season (April to October). This was particularly apparent during 1954. This dry season rise had little effect on the water at station 3 in the swamp downstream, probably because the volume of water coming down during the dry season is very small. The Klip dried up in October 1954 but flow started again in November.

Station 3 lies in a peat bog which must retain much acid water during the dry season and, at all times of the year, the organic deposits keep the acid water away from the underlying alkaline

formations. In June and July 1954 samples were taken at a point $\frac{3}{4}$ mile to the east of station 3 (station 4) where results were much the same (pH 5.0 and 3.7). It would appear that there is no appreciable rise in pH until the Klip waters mix with the Klipspruit waters.

A previous full chemical survey of the region (1951—1953) showed that the Klip waters contained from 290 to 650 mg/lit. of calcium (as CaCO_3) and 125 to 300 mg/lit. magnesium (as CaCO_3).

2. *Klipspruit Water.* During the first part of the survey station 2a was used but 2b (see map) was used later for convenience. A small, polluted stream from Moroka Township enters between the two stations but it carried too little water to make much difference to the already polluted river water.

The Klipspruit also suffers from mineral pollution from the gold mines (Tables 1 and 2) but the pH was usually higher than that of the Klip and was only really low during the height of the rainy season (January and February). The effects of sewage works pollution (Table 3) can be seen in the high figures for ammonia and nitrate nitrogen. These values varied irregularly and there was no evidence of seasonal change. The O.A. values were not high but higher than those of the Klip.

Samples were taken at 2c (see map) from April to July 1955. The results were much the same as at 2b.

Shortly below station 2c the river enters the vlei area where it spreads out and runs through reeds and water weeds. It was sampled again at station 5 and 6 after it had passed through about 2 miles of swamp. It will be noted from table 3 that most of the saline ammonia had been removed by the time the water reached this section, values of over 1.0 ppm. were recorded on very few occasions. There was some drop in nitrate but values were still high on the whole.

A previous full chemical survey of the region (1951—1954) showed that the Klipspruit waters contained 140 to 650 mg/lit. of calcium (as CaCO_3) and 40 to 260 mg/lit. magnesium (as CaCO_3).

3. *Outflow from the Vlei.*

Mineral Pollution. pH figures (Table 1) show that most of the acid was neutralised in the vlei during the drier parts of the year. However, during the rainy season, when both the Klip and the Klipspruit were acid, this was not the case; but even then the pH was usually over 5.5. It was only in February 1955, during a period of exceptionally heavy rain, that a pH of 4.75 was recorded. The outlet water took nearly the whole of the winter of 1955 to recover after the heavy rains of the preceding summer.

Water samples were not normally taken at the weir near to station 8, but a sample taken in June 1955 had a pH of 6.4 whereas the pH

at the outlet was 5.45. It was found that some acid Klip River water was making its way to the outlet below the embankment (see map) and only mixing below the weir.

A previous full chemical survey at this station (1951 to 1954) showed that the water contained from 180 to 630 mg/lit. of calcium (as CaCO_3) and from 100 to 660 mg/lit. of magnesium (as CaCO_3).

The vlei is probably a less effective neutralising region than the stony stream areas above and below where the water comes into direct contact with alkaline rocks.

Organic Pollution. (Table 3). Most of the ammonia nitrogen was removed from the Klip River water by the time it reached station 3, Rietfontein, and most in the Klipspruit water by the time it reached stations 5 and 6 near the confluence of the two streams. Figures at the outlet were always low, seldom above 1 ppm. and no values above 2 ppm. Reduction in concentration took place even when the whole vlei was acid.

Nitrate nitrogen entering in the Klipspruit water was usually reduced to values below 2.0 ppm. except during the winter months. In winter all the reeds died down because of heavy frost, and low water temperatures (3° to 10°C) retarded the growth of aquatic weeds and algae and possibly also bacterial action. This seems to have had a bearing on the poor nitrate removal at this time. Even during the most favourable season the values for nitrate nitrogen seldom fell below 1.0 ppm.

The moderately high figures for oxygen absorbed from KMnO_4 (O.A.) recorded at the outlet were probably due to small planktonic algae and animals or their by-products.

The water leaving the vlei was always clear even when the Klipspruit was bringing in turbid water. The high mineral content would have helped the rapid sedimentation.

The bacteriology of the region.

Table 4 shows the annual average figures for all stations. The highest bacterial densities were encountered along the Klipspruit where also the degree of faecal pollution was highest. The effects of this pollution, however, decreased progressively from station 2b to station 5, which indicates distinct self-purification in this upper section of the vlei (see map). Actually the degree of self-purification in this part of the river and vlei must be considerable in view of the fact that the Klipspruit flows through or alongside African and Coloured townships where the probability of additional incidental pollution of various types is high.

Along the Klip River (station 1) there was hardly any evidence of

TABLE 1
pH Values

1954										1955									
Stn.	9/4	5/5	23/6	21/7	18/8	22/9	20/10	24/11	13/12	17/1	21/2	21/3	28/4	23/5	22/6	27/7	22/8	5/10	
2	6.15	7.4	6.9	6.7	7.45	6.88	7.0	7.2	4.7	5.6	4.85	5.93	6.18	5.75	6.6	7.2	7.0	-	
5	-	-	-	7.2	7.8	7.0	7.5	6.5	5.8	5.2	-	6.9	6.9	6.1	6.4	6.9	7.0	-	
8	5.9	7.1	6.95	6.75	7.3	7.5	7.25	7.0	6.2	5.9	4.75	5.9	5.18	5.75	5.45	6.75	6.95	6.75	
1	-	4.9	6.0	6.0	6.5	6.8	dry	4.1	3.8	4.1	-	4.4	4.4	-	4.8	-	-	-	
3	-	4.55	4.3	4.25	4.85	4.2	5.9	4.6	3.9	4.35	3.7	4.08	4.27	4.10	4.3	4.4	5.0	4.6	

TABLE 2
Analysis of Mineral Constituents of the Water, Range

Stn.			
Conductivity micromhos	2	1090 - 1850,	higher figure during dry season, 950 during February floods
	5	1100 - 1800,	higher figures during the dry season
	8	1070 - 1900,	higher figures during the dry season, 925 during February floods
	1	750 - 1500,	higher values during the dry season
	3	700 - 1850,	higher values during the dry season
Sulphates ppm.	2	Not analysed	
	5	570 - 853	Values towards the upper part of the range occurred during the dry season
	8	650 - 930	
	1	372 - 1125	
	3	405 - 1663	
Chloride ppm.	2	49 - 168	Values towards the upper part of the range occurred during the dry season
	5	83 - 174	
	8	41 - 180	
	1	22 - 28	
	3	18 - 115	
Alkalinity Carbonate ppm. as CaCO ₃	■		None on every occasion
	5		
	8		
	1		
	■		
Alkalinity bicarbonate ppm. as CaCO ₃	2	7.6 - 51.4	The lower values were recorded during the wet season
	5	9.2 - 73.6	
	8	Nil - 91.0	
	1	Nil - 16.0	
	3	Nil - 18.2	
Hardness ppm. as CaCO ₃	2	370 - 900	The lower values were recorded during the wet season
	5	620 - 815	
	8	400 - 985	
	1	380 - 920	
	3	292 - 1140	
Turbidity as ppm. SiO ₂	2	Nil - 70,	usually 2 - 8 ppm. but higher during floods
	5	2 - 4,	water always clear
	8	Nil - 7,	water usually appeared clear
	1	Nil	water always appeared clear
	3	Nil	water always appeared clear

TABLE 3
Analysis of factors arising from organic pollution

	Stn.	Autumn 1954	Winter 1954	Spring 1954	Summer 1954 - 1955	Autumn 1955	Winter 1955
O.A. ppm.	2	3.2 - 4.2	1.6 - 3.2	2.8 - 4.0	1.2 - 3.0	1.6 - 1.96	2.2 - 2.7
	5	-	1.8 - 2.4	2.0 - 4.4	-	1.8 - 5.0	0.8 - 1.8
	8	1.6 - 3.0	0.6 - 3.2	2.0 - 3.2	1.2 - 7.1	1.2 - 2.0	0.4 - 2.0
	1	1.0	1.2 - 1.6	3.0 - 3.6	0.4 - 1.3	0.8 - 0.9	-
	3	0.8	1.0 - 2.0	1.8 - 3.2	0.8 - 1.2	0.8 - 2.6	0.0 - 0.8
Ammonia as N. ppm.	2	-	0.9 - 2.4	1.6 - 2.4	4.1 - 5.4	2.5 - 5.7	3.4 - 6.8
	5	-	0.1 - 3.4	0.1 - 0.3	0.8	0.2 - 3.0	0.1 - 1.5
	8	Nil	Nil - 0.2	Nil	0.4 - 1.5	Nil - 0.2	Nil - 1.9
	1	1.5	2.1 - 3.0	Nil - 0.1	0.3 - 0.6	1.2 - 2.5	1.7
	3	Nil	Nil - 0.1	0.1 - 0.2	Nil - 0.3	Nil - 0.5	Nil - 0.7
Nitrite as N. ppm.	2			always low	- 0.010 - 0.750		
	5			always low	- Nil - 0.032		
	8			always low	- Nil - 0.052		
	1			always low	- Nil - 0.012		
	3			always low	- Nil - 0.005		
Nitrate as N. ppm.	2	6.4	7.5 - 15.0	14.0 - 15.0	5.0 - 5.5	0.2 - 2.2	1.3 - 6.6
	5	-	5.6 - 12.0	2.0 - 2.8	1.4	1.4 - 3.4	4.2 - 8.4
	8	0.8 - 1.8	4.0 - 6.0	0.3 - 1.7	1.2 - 1.9	1.6 - 2.4	3.8 - 5.6
	1	0.3	0.2 - 0.3	0.1 - 0.4	Nil - 0.1	0.4 - 0.6	1.3
	3	0.1 - 0.3	0.1 - 0.5	0.1 - 0.2	0.2 - 0.2	0.04 - 0.3	0.3 - 0.4

TABLE 4
Olifantsvlei - Annual average Figures - Org./100 ml. - Geometr. means

Stn.	Total Count	Lactose Fermenters	Coliform Group	Faecal Streptococci	Non-Faecal Coliforms	Faecal E. Coli
2B	453,700	66,740	21,660	6,419	132,100	5,667
2C	392,500	70,980	28,960	5,573	115,300	5,074
5	113,900	10,110	5,151	735	36,080	939
1	15,800	1,400	2,300	0	2,700	0
3	22,570	614	447	108	5,628	126
6	16,910	6,457	1,303	364	26,730	541
7	118,000	5,376	3,344	684	18,670	1,081
8	61,080	3,779	1,331	326	15,380	329

TABLE 5
Olifantsvlei - Seasonal Variations - Org. /100 ml. - Geometr. Means

	Total Count	Lactose Fermenters	Coliform Group	Faecal Streptococci	Non-Faecal Coliforms	Faecal E. Coli
Stn. 2B, Klipspruit						
Jan.-Apr. 1955	110,000	43,520	3,474	3,814	162,000	5,100
May-Aug. 1955	338,900	196,200	98,880	11,900	40,000	57,000
Nov. '55-March '56	4,146,000	39,700	17,540	5,100	292,500	700
Stn. 2C, Kliptown						
Jan.-Apr. 1955	83,620	33,670	5,692	1,140	93,690	1,868
May-Aug. 1955	214,800	155,000	94,450	9,563	59,820	24,630
Nov. '55-March '56	2,012,000	59,820	27,300	8,219	167,400	7,530
Stn. 5, Road Comer						
Jan.-Apr. 1955	116,300	76,520	11,690	549	74,290	1,275
May-Aug. 1955	18,300	3,567	877	317	889	317
Nov. '55-March '56	693,100	14,110	14,350	3,054	160,300	1,568
Stn. 3, Rietfontein						
Jan.-Apr. 1955	14,070	168	168	0	14,510	119
May-Aug. 1955	50,490	141	<100	<100	316	<100
Nov. '55-March '56	21,150	3,116	1,624	122	12,190	159
Stn. 6, Point						
Jan.-Apr. 1955	19,500	12,610	520	200	-	346
May-Aug. 1955	9,515	2,247	573	463	13,520	536
Nov. '55-March '56	38,840	12,230	3,510	438	46,030	1,043
Stn. 7, Weir						
Jan.-March 1955	31,760	1,640	870	200	162,000	684
May-Aug. 1955	46,330	3,958	1,428	316	1,468	626
Nov. '55-March '56	531,400	13,230	12,490	3,006	73,330	2,297
Stn. 8, Outlet						
Jan.-Apr. 1955	32,060	1,342	406	0	8,999	119
May-Aug. 1955	14,790	709	404	<100	788	190
Oct. '55-March '56	771,300	22,980	6,498	1,707	123,100	1,579

TABLE 6
Stations 2A and 2B, Klipspruit
Composition of Algae caught in Plankton Net and attached Filamentous Algae

	1954			1955			1957			
	November	December	January	February	March	April	May	July	August	November
	%	%	%					%	%	
Pediastrum sp.							present			
Cosmarium sp.	16.7		20.0							
Diatoms (unsorted)	44.4	16.7	80.0					100	98.8	
Euglena sp. c.f. mutabilis						present				
Euglena sp. c.f. spirogyra Ehrenberg		50.0				present			1.2	
Euglena sp. c.f. marchia										
Phacus. sp.	27.8									
Oscillatoria sp.	5.6									
Lyngbya sp.	5.6									
Anabaena sp.		33.3								
DENSITY	sparse	sparse	sparse	none	none	sparse	sparse	common	common	
Filamentous algae:										
Ulothrix				common	common	common	common	common	present	common
Microspora		common	common				present		present	abundant (2 spp.)
Stigeoclonium										
Diapamalia								present	abundant	
Microthamnion					present	present	Very common			
Oedogonium		present	present							common (3 spp.)
Spirogyra (3 spp.)										common
Scytonema myochorous										present

No sample

TABLE 7
Station 5
Composition of Algae caught in Plankton Net and attached Filamentous Algae

	1954				1955			
	November	December	January	February	March	April	July	August
	%	%	%	%	%	%	%	%
Coelastrum sp.	0.8							
Scenedesmus spp. (unsorted)	23.9	10.1	68.2		28.8	72.5	98.0	34.9
Sc. sp. c.f. arcuatus								0.5
Sc. sp. c.f. quadricauda								0.5
Sc. sp.								
Glosterium sp. c.f. peracerosum		0.3	0.5		14.7	12.2		
Penium sp.					4.1			
Cosmarium sp.	10.2	4.3	4.1		34.0	5.3		
Westella sp. (?)								
Diatoms (unsorted)	60.4	85.0	2.6		18.5	7.6	2.0	0.7
Euglena spp.	2.8							63.5
Phacus sp.	1.6							0.2
Lyngbya sp.	0.2							
Anabaena sp.			24.6					
Phormidium sp.								
DENSITY	abundant	abundant	abundant	none	sparse	common	abundant	abundant
Filamentous Algae:								
Ulothrix sp.				present			common	abundant
Microspora							present	
Drapamaldia							present	present
Oedogonium		present	present					
Spirogyra	present	present	present					
Fragilaria							present	

TABLE 8
Station 7 (Weir)
Composition of Algae caught in Plankton Net and attached Filamentous Algae

	1954				1955				
	November	December	January	February	March	April	May	July	August
	%	%	%	%	%		%	%	%
<i>Sphaerocystis</i> sp.									present
<i>Dicryosphaerium</i> sp.						sample			1.5
<i>Ankistrodesmus</i> sp.									3.8
<i>Scenedesmus</i> spp., unsorted	35.1	0.4	0.6					8.0	3.3
Sc. sp. c. f. obliquus (Turp) Kurtz		4.8	25.0			not			6.3
Sc. sp. c. f. obliquus (8 cells)				14.3	13.2	analysed	9.3	5.0	2.3
Sc. sp. c. f. quadricauda (Turp)									
Sc. sp. c. f. armatus (Chodat) G. M. Smith				37.1	41.5		83.1	59.0	2.8
Sc. sp. c. f. arcuatus							5.6	2.0	
Sc. sp. c. f. brazilensis								5.0	present
<i>Closterium</i> sp. c. f. peracerosum Gay	11.8	5.9	0.6	40.1	11.3		1.9	7.0	8.0
<i>Cosmarium</i> sp.	47.1				22.6				
Diatoms	5.9	88.0	73.0	8.3	11.3				
<i>Euglena</i> sp. c. f. deses									
<i>Phacus</i> sp.			0.6						
<i>Phormidium</i>								1.8	
DENSITY	abundant	abundant	abundant	sparse	sparse	sparse	sparse	sparse	abundant
Filamentous Algae:									
<i>Ulothrix</i>	abundant	abundant	abundant	common	common	abundant	abundant	abundant	abundant
<i>Microspora</i>	abundant	abundant	abundant	common	present	present	present	present	present
<i>Oedogonium</i>	abundant	abundant	abundant	present	present	present	present	present	present
<i>Cladophora</i>	abundant	abundant	abundant	common	present	present	present	present	present
<i>Mougeotia</i> sp. c. f. <i>sphaerocarpa</i>									
<i>Spirogyra</i>									
<i>Tribonema</i> sp. c. f. minus	present	present	present	present	common	present	present	present	present
<i>Fragilaria</i>									

TABLE 9
Station 8 (Outlet)
Composition of Algae caught in Plankton Net and attached Filamentous Algae

	1954			1955					1957	
	November	December	January	February	March	April	May	July	August	October
	%	%	%	%				%		November
Dictyosphaerium sp.									present	present
Ankistrodesmus sp.			10.0							
Scenedesmus spp. (unsorted)		16.3	35.7			few	few	15.0	present	present
Sc. sp. c. f. obliquus (Turp.) Kütz	27.8							45.0	common	common
Sc. sp. c. f. quadricauda Turp.								40.0	common	common
Sc. sp. c. f. arcuatus										
Glosterium sp. c. f. petacerosum Gay	4.3	2.7								
Glosterium sp.	2.6	0.8	1.4							
Cosmarium sp.	13.9	20.2	7.1	present					present	present
Diatoms (unsorted)	52.2	60.0	45.7						common	common
Euglena sp. c. f. mutabilis										present
Euglena sp. c. f. rostrifera				present					common	present
Phacus sp.										
DENSITY	abundant	abundant	abundant	sparse	none	sparse	sparse	sparse	common	common
Filamentous Algae:										
Ulothrix	abundant	abundant	abundant	present	common	abundant	abundant	abundant	abundant	abundant
Microspora								present	present	common
Stigeoclonium									present	present
Oedogonium	abundant	abundant	abundant						present	present
Cladophora				present					present	present
Tribonema minus										
Fragilaria hungaricana Grön.										abundant
Batrachospermum sp.										abundant

TABLE 10
Station 3 (Rietfontein)
Composition of Algae caught in Plankton Net and of attached Filamentous Algae

	1954					1955				
	November	December	January	February	March	April	July	August	October	
	%	%	%		%	%				
Clamydomonas sp.									present	
Sphaerocystis sp.		15.0		few	3.0			common		
Oedogonium filaments		5.0						common	present	
Mougeotia sp.	100	80.0	82.0	abundant	90.0			common	present	
Ophioctylum sp.										
Chromulina sp.										
Diatoms (mostly Pinnularia)			18.0	common	7.0	100		common	few	
Euglena sp. c. f. mutabilis								few	present	
Cryptomonadales									present	
DENSITY	abundant	sparse	sparse	sparse	sparse	sparse	none	common	common	
Filamentous and Attached algae:										
Sphaerocystis sp.		present			present		abundant	common	common	
Oedogonium sp.		present							common	
Mougeotia sp.	abundant	abundant	abundant	abundant	abundant				common	
Tribonema									common	

	1[3]	2[3]	3[2B]	5[2C]	6[5]	6a[5]	7[7]	8a[5]	8b[5]
<i>Achnanthes exigua</i> GRUN	0.8	-	-
<i>Achnanthes lanceolata</i> (BREB) GRUN	t	-	-	-	-	0.3
<i>Achnanthes microcephala</i> KG	...	6.8	0.3	-	-	-	-	-	-
<i>Achnanthes minutissima</i> KG	1.7	4.4	-	28.1	67.9	70.3	29.3	9.9	7.3
<i>Anomooneis exilis</i> (KG.) CL	-	t	-	-	0.4	-	1.0	4.6	0.5
<i>Anomooneis sphaerophora</i> (KG.) PFITZER	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caloneis incognita</i> HUST	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-
<i>Cyclotella Meneghiniana</i> KG	-	-	-	0.4	t	1.2	4.4	8.4	16.3
<i>Cymbella turgida</i> (GREG.) CL	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-
<i>Eunotia exigua</i> (BREB.) GRUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eunotia pectinalis</i> (KG.) RABH. and varieties	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Frustulia magaliesmontana</i> CHOLNOKY	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Frustulia thorboides</i> (E) de TONI var. saxonica (RABH.) de TONI	18.9	3.0	0.3	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphonema parvulum</i> (KG) GRUN	0.6	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hantzschia amphioxys</i> (E) GRUN. and variety	t	15.6	-	-	-	-	-	-	-
<i>Melosira granulata</i> (E) RALFS and var. angustissima O.M.	10.6	31.9	-	1.7	2.2	8.5	12.3	4.1	1.8
<i>Navicula carti</i> E.	0.3	-	-	1.1	0.2	-	t	-	-
<i>Navicula confervacea</i> KG	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula contenta</i> GRUN	-	-	-	-	-	-	-	4.9	1.3
<i>Navicula cryptocephala</i> KG and var. veneta (KG) GRUN	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-
<i>Navicula exigua</i> (GREG) O.M.	-	-	-	2.2	1.9	1.0	0.2	-	-
<i>Navicula gregaria</i> DONK	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-
<i>Navicula microcephala</i> GRUN	-	-	-	1.1	-	0.2	-	-	-
<i>Navicula muralis</i> GRUN	-	-	-	-	-	-	-	1.0	-
<i>Navicula pupula</i> KG	-	-	-	0.4	-	-	-	2.0	0.3
<i>Navicula rhynchocephala</i> KG	-	-	-	-	-	-	-	0.8	-
<i>Navicula seminulum</i> GRUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula tenelloides</i> HUST	-	-	-	-	-	-	-	1.5	-
<i>Nitzschia frustulum</i> (KG) GRUN. var. perpusilla (RABH) GRUN	-	-	0.3	1.1	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia hungarica</i> GRUN	-	-	-	0.4	-	-	-	-	0.3
<i>Nitzschia ipnorata</i> KRASSE	-	-	-	14.2	13.3	8.8	2.0	8.2	16.0
<i>Nitzschia Kuetzingiana</i> HULSE	0.6	-	-	1.5	0.2	3.0	t	1.5	4.2
<i>Nitzschia linearis</i> (AG) W.SM.	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia palea</i> (KG) W.SM.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia parvuloides</i> CHOLNOKY	1.3	3.2	49.4	31.9	0.8	1.7	28.5	1.0	9.1
<i>Nitzschia perminuta</i> GRUN	2.0	0.6	1.1	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia tropica</i> HUST	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinnularia acricola</i> HUST	-	-	-	1.5	0.2	0.5	-	-	-
<i>Pinnularia gibba</i> (E) W.SM. var. sancta GRUN	47.8	34.5	0.3	-	-	-	-	-	-
<i>Pinnularia subcapitata</i> GREG. and their var. Hulseana (JANISCH) E.	3.4	1.1	0.2	-	-	-	-	-	-
<i>Pinnularia viridis</i> (NITZSCH) E.	15.6	t	25.3	10.7	0.2	1.0	t	0.8	2.1
<i>Stauroneis thermicola</i> (PETERSEN) LUND	0.3	-	0.3	-	-	-	0.2	-	0.6
<i>Stauroneis thermicola</i> (PETERSEN) LUND	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Surirella angusta</i> KG...	-	-	-	1.9	t	0.2	t	-	-
<i>Synedra acus</i> KG. var. radians (KG) HUST	-	-	1.4	-	-	-	-	-	-
<i>Synedra rumpens</i> KG...	-	-	-	-	-	3.6	1.5	t	0.2
<i>Synedra ulna</i> (NITZSCH) E.	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-
	-	-	-	0.7	2.7	2.2	0.8	0.5	-

t = species found only in floristic but not Thomasson - analysis

TABLE 12
Station 2A and B
Percentage Composition of Fauna of Aquatic Vegetation

	1954			1955			1957
	May	July	Spring	Summer	Autumn	Winter	Nov.
	%	%	%	%	%	%	%
Nematoda	-	-	1.3		0.3	0.5	2.1
Chaetogaster spp.	-	13.7	1.3	2.4	22.4	48.6	-
Nais sp.		0.4	0.5			1.1	90.0
Cyclops sp. (large)					p	p	
Paracyclops sp. c. f. poppei (Rehburg)	72.1	84.2	60.7	61.1	62.7	46.4	0.3
Austrocloeon virgiliae Barnard	3.8		0.7		0.2	0.1	
Enallagma sp.	1.0		0.6		0.6	0.1	
Corynoneurinae	0.5	p	0.8	1.5		0.3	
Chironomus spp.							5.0
Other Chironomidae	19.2	1.7	4.4	17.4	7.0	1.8	1.6
Hydrozetes sp.	1.4		0.5	5.3	0.6		

p = present

TABLE 13
Station 5
Percentage Composition of Fauna of Aquatic Vegetation

	1954			1955		
	May	Winter	Spring	Summer	Autumn	Winter
	%	%	%	%	%	%
Nais sp.			1.4		0.2	0.8
Chaetogaster spp.	1.1	6.4	1.6	1.0	0.3	2.0
Cyclops sp. (large)		4.3	0.4		1.3	2.1
Cyclops spp.	16.6	25.3	68.8	84.1	54.5	49.9
Paracyclops sp. c. f. poppei (Rehburg)		1.5	p	0.8		
Austrocloeon virgiliae Barnard	6.6	0.9	p	1.0	4.8	4.4
Enallagma glaucum (Burm.)	2.2	0.3	0.2	0.2	0.4	0.1
Anax imperator Leach.		p	0.4	0.2	p	p
Trithemis sp.				0.2	0.2	0.1
Orthetrum sp.			0.4	p		
Argyrobothrus sp.	3.9	3.3	2.8	0.2	0.5	0.5
Plea pullula Stal		p	1.7	p		
Micronecta piccanin Hutch.	2.2	2.9	1.3	0.6	0.5	0.2
Dytiscid larvae *	p	p	0.6		0.1	0.1
Dytiscid larvae (Laccophilus-type) *	p	p	0.2	p	0.1	p
Pentaneura spp.	8.3	1.8	0.6		0.1	
Corynoneura spp.	16.0	23.6	8.2	3.8	12.3	14.5
Tanytarsus-type larvae		p	1.9	1.7	0.5	0.4
Other Chironomidae	42.5	29.7	7.6	3.7	23.8	25.5
Bezzia-type larvae +		p	0.4	p		
Hydrozetes sp.				0.9	0.1	

p = present

* See Appendix.

+ Some of these were bred out and identified by Dr. B. de Meillon as Bezzia agathae de Meillon.

TABLE 14
Station 7
Percentage Composition of Fauna of Submerged Vegetation

	1954			1955		
	May	Winter	Spring	Summer	Autumn	Winter
	%	%	%	%	%	%
Hydra sp. (white)	6.2	0.8	3.6		p	
Hydra sp. (green)		0.1	0.9	0.2		
Chaetogaster spp.	0.1	7.4	4.8	2.6	2.4	15.7
Nais sp.		0.3	0.5	0.5	p	1.5
Simocephalus sp. *	1.3	0.3	17.2	0.4		0.6
Ceriodaphnia sp. *		0.7	8.3			0.2
Cyclops sp. (large)		0.1	1.7	5.7	0.5	7.6
Cyclops spp.	92.4	76.6	48.5	58.3	70.7	54.6
Paracyclops sp. c.f. poppei (Rehburg)		2.4	0.3	0.5	2.7	3.2
Austrocloeon virgiliae Barnard	2.3	0.5	0.6	1.9	6.5	2.0
Austrocaenis sp.		p	0.7	0.9		
Enallagma glaucum (Burm.)	0.5	p	p	0.7	p	
Anax imperator Leach				0.7	p	p
Anisops hypatia Hutch.	p		0.7	0.3		
Plea pullula Hutch.			p	0.8	p	
Micronecta scutellaris (Stal.)	0.1		0.6	0.2		
Athripsodes harrisoni (Barnard)		p		0.3		p
Pentaneura sp.		p	p	0.3	1.2	
Corynoneura spp.	0.6	1.8	0.3	8.8	7.1	8.6
Tanytarsus-type larvae				1.9	1.4	0.3
Other Chironomidae	0.5	7.8	8.8	7.9	3.8	1.3
Bezzia-type larvae	0.6	0.1	0.3	0.5	0.2	
Hydrozetes sp.			0.3	1.5	0.5	p
Bulinus tropicus (Krs)		p	0.9	p		p

p = present

- * Dr. J.P. Harding has identified *Simocephalus exspinosus* KOCH and *Ceriodaphnia bicuspidata* (WELTNER) and *C. reticulata* JURINE var. minor SARS from these collections.

TABLE 15
Station 8
Percentage composition of fauna of submerged vegetation

	1954			1955			
	May	Winter	Spring	Summer	Autumn	Winter	Oct.
	%	%	%	%	%	%	%
Hydra sp. (white)	2.7		0.2	0.3			0.7
Hydra sp. (green)		0.4	2.0				
Chaetogaster sp.	1.0	43.3	1.3	2.1	3.1	54.1	
Nais sp.		0.6	0.6		3.8		0.2
Simocephalus sp. *		p	5.5				6.0
Ceriodaphnia *							14.4
Cyclops sp. (large)		4.9	1.6	2.1			1.2
Cyclops spp.	10.2	9.7	50.9	3.1		1.1	70.9
Paracyclops sp. c.f. poppei (Rehberg)		0.8	0.3	2.0	2.9	7.4	3.0
Austrocloeon virgiliae Barnard	5.4	0.4	0.3	4.9	8.0		0.2
Pseudagrion spp. †			p	0.2			
Enallagma glaucum (Burm.)	2.7	0.1	0.3	0.7	0.7		
Crunociella sp.					p	0.8	p
Athripsodes harrisoni (Barnard)	p	0.2	0.7	2.0	3.0	1.1	
Argyrobothrus sp.	1.3	1.2	0.8	2.2			
Dytiscid larvae	1.3	p	p	p	p		
Simulium spp.	0.3		0.5	0.5	13.3	4.5	p
Pentaneura sp.	3.4	0.1	2.2	1.3			
Corynoneurinae	42.5	5.8	16.5	19.7	8.8	4.0	2.5
Tanytarsus-type larvae				6.8			
Other Chironomidae	26.5	31.7	13.9	11.2	51.0	14.3	1.0
Bezzia-type larvae ‡			p	0.5			
Hydrozetes sp.	0.7	0.1	1.7	7.1	2.8		p
Bullinus tropicus (Krs)	p	p	1.1	0.5			

p = present

* See Table 7.

† Adults caught here were *Pseudagrion citricola* BARNARD.

‡ See Table 5.

TABLE 16
Station 8
Percentage composition of fauna of Stony Runs and Sticklees

	1953				1954				1955				1957								
	February		February		March		April		May		June		July		August		October		November		
	Coarse net Fine net																				
	%		%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
Vorticella sp.																					
Nematoda																					
Planarians																					
Nais sp.	0.6	few	2.5				8.6					4.1		19.3		24.2		12.6			
Pristina sp.			7.5				8.6					20.5		7.0				4.0			
Dero sp.																		6.6			
Chaetogaster spp.			P									4.1		36.8		1.6		1.3			
Tubifex sp.											42.6			1.8							
Cyclops spp.																6.4					
Paracyclops sp. c. f. poppei (Rehberg)			37.5	47.8	51.4	28.5	33.3	12.2								23.1		18.5			
Cheumatopsyche maculata Moseley	30.9	very common	20.0	26.0	11.4																
Macronema sp. *	55.2	few				5.7						12.3		P				P			
Simulium larvae	3.6	few	5.0	P												20.4		+ 15.9			
Corynoneura spp.			7.5													14.5		2.0			
Tanytarsus spp.																		2.6			
Other Chironomidae	5.9	abundant	7.5	17.4	8.6									1.8		1.6		13.2			
Hydrozetes sp.			12.5		5.7											3.8		14.5			
Fauna	Dense	Dense	Sparse	Sparse	Sparse	Sparse	Sparse	Sparse	Sparse	Sparse	Sparse	Sparse	Sparse	Somewhat sparse	Mod. dense	Mod. dense	Mod. dense				

p = present.

* Adults of *Macronema natalense* Ulmer were captured here in February 1954.

+ These included *Simulium ruficorne* Macquart and *S. alcocki* Formery for *forma duodecimum* Gibbins.

TABLE 17
Station 3, Rietfontein
Percentage Composition of Fauna of submerged Vegetation

	1954				1955			
	May	Winter	Spring	Summer	Autumn	Winter		
	%	%	%	%	%	%		%
Chaetogaster		1.4	5.5	1.4	3.5	0.8		
Nais sp.		0.5	13.0					
Cyclops spp.			13.6	2.3		0.5		
Paracyclops sp.	0.1	4.2	6.3	3.3	P	1.4		
Enallagma glaucum (Burm.)	0.4	0.5	1.1	1.5	0.4	P		
Anax imperator Leach	0.1	P	P	P		P		
Argyroboothrus	0.6	3.0	4.1	19.4	14.2	25.2		
Athripsodes harrisoni (Barnard)		P		P	0.3	P		
Benomus sp.		4.5	4.4					
Culex sp.			6.0					
Corynoneura sp.		2.6	3.3	1.9	0.7	0.5		
Tanytarsus-type larvae			1.7	1.0				
Other Chironomidae (mainly Pentapedium anale Freeman)	90.0	40.1	17.3	29.5	56.8	28.9		
Hydrozetes sp.	6.9	40.0	19.7	27.0	22.8	40.6		

p = present.

TABLE 18
Chironomidae of Olifantavlei (Imagines)

	Station 2 Nov. 1957	Station 5	Station 8	Station 3 (acid)
Tanypodinae				
<i>Pentaneura nigromarmorata</i> Goetghebeur		very few (b)		
<i>Pentaneura disoleili</i> Goetghebeur		few (b)	common few (b)	
<i>Pentaneura nilotica</i> Kieffer		few (b)		
<i>Tanypus guttipennis</i> Goet.		few (b)		
<i>Clinitanypus claripennis</i> Kieffer		very common (b)		
<i>Procladius apicalis</i> Kief.		very few (b)		
<i>Procladius albitarsus</i> Freeman				
Orthoclaudiinae				
<i>Merionemus dewulfi</i> Goetghebeur				few
<i>Cricotopus scottae</i> Freeman		few (b)	very common	
<i>Psectrocladius viridescens</i> Freeman		very few (b)	very few	
<i>Orthocladus bergensis</i> Freeman		common (b)	very common	common
<i>Limnophyes natalensis</i> Kief.			common	
<i>Smittia conigera</i> Freeman	common			
Corynoneurinae				
<i>Corynoneura dewulfi</i> Goetghebeur			few	
<i>Corynoneura elongata</i> Freeman		very abundant (b)	abundant	few
Chironominae				
<i>Chironomus albomarginatus</i> Kief.				
<i>Chironomus palustris</i> Kief.	abundant		few few	
<i>Chironomus linearis</i> Kief.				common (b)
<i>Dicortendipes pilosimanus</i> Kief.	present	common (b)	common (b)	abundant (b)
<i>Pentapedilum anale</i> Freeman				common
<i>Tanytarsus (Tanytarsus) aterrimus</i> Fr.		common (b)		
<i>Tanytarsus (T)</i> pallidulus Freeman		abundant (b)	few	
<i>Tanytarsus (Calopsectra) nigricornis</i> Goet.		very common (b)	abundant (b)	

(b) = Some were bred out in the laboratory from samples taken at the station; nearly all specimens recorded from station 5 were bred out.

TABLE 19
Correlation between Chemical, Floral and Faunal Results

Station	Chemical Results	Bacterial Results	Diatom Results	Faunal Results
2a & b	High nitrate and ammonia, pH below 7, 2 in wet season.	Heavy saprophytic pollution, faecal organisms above normal.	Association indicates high nitrogen content, acidophiles common.	Association indicates mild organic pollution.
5	Ammonia much lower, nitrates slightly lower, pH below 7 in wet season.	Low counts.	Drop in nitrogen lovers, acidophiles present.	No indication of organic pollution.
7	As above but nitrate lower except in winter.	Higher counts than at station 5, especially saprophytes.	Increase in Nitzschia indicates some deterioration. Acidophiles present.	Fauna indicates enrichment, many algal feeders.
8	Ammonia and nitrates low, but nitrates high in winter. pH can go below 5 in the wet season.	Much the same as 7, some improvement.	Some decrease in nitrogen lovers, acidophiles and acidobionts present.	Fauna rich when pH high but reflects acid pollution in wet season. Mild organic pollution shown in runs.
3	Nitrogen low but above normal, pH very low.	Little pollution, counts low.	A few nitrogen lovers but mainly acidobionts.	A specialised fauna associated with strongly acid conditions, no sign of organic pollution.

faecal pollution, and the very low figures obtained for the Total Count indicate that conditions in this acid water cannot be particularly favourable for bacterial life. It has not been possible to attempt the type specification of the organisms capable of living in these acid conditions but a certain proportion of the total population were non-faecal members of the coliform group.

Considering the degree of self-purification, or rather, of reduction in bacterial numbers, along the Klipspruit between stations 2b and 5, in the eastern arm, the increase in total bacterial numbers at the outlet of the vlei region (station 8) was unexpected. On the other hand this does not detract from the value of the finding that a natural vlei system has considerable powers of reducing bacterial numbers in a stream passing through it. There must be other factors causing this increase and it is quite possible that there is incidental pollution from human and animal sources which is sufficiently severe to overshadow the bacterial self-purification taking place.

Table 5 presents average figures for two wet seasons and for one dry and shows the seasonal variations in bacterial numbers as well as the variation in distribution. Station 1 is omitted from this table as sampling there was not as frequent and regular as at other stations. In the dry season there was a decrease in the total number of organisms from outside sources but generally a relative increase in organisms of faecal origin; in the wet season, conditions were reversed with general increases in the number of "foreign" organisms but with lower relative proportions of organisms of faecal origin.

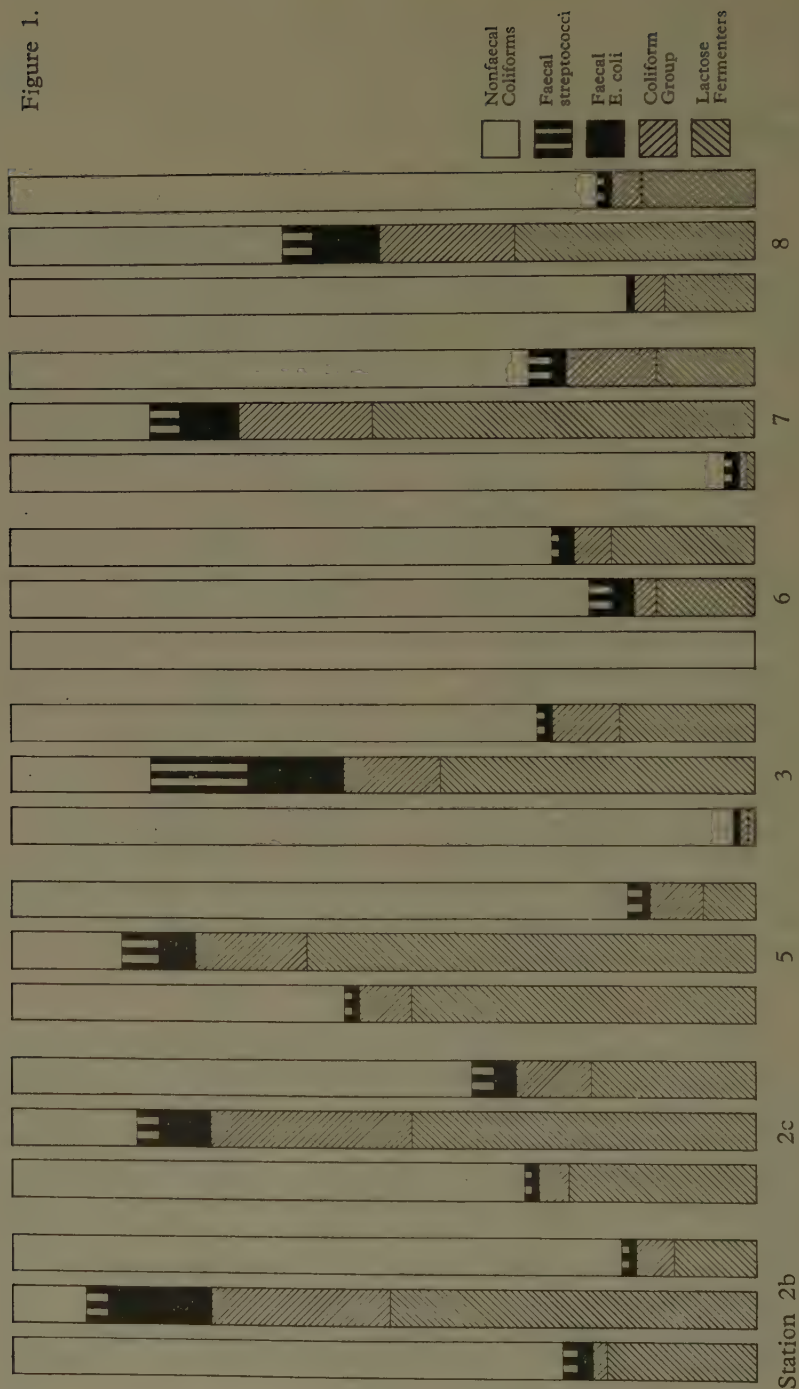
The diagrammatical representation (Figure 1) of the percentage distribution of the various groups of the organisms determined, disregarding Total Count, shows these seasonal variations very well. The pattern repeats itself over and over again in diagrams of percentage distribution in other river systems under similar conditions; Station 5 is a particularly good example.

Conclusions.

(i) The apparent increase in the bacterial population of Olifantsvlei as a whole (c.f. wet seasons 1955 and 1956, station 8) is probably not due to increased sewage pollution but rather to increased human and animal activities in and around the vlei. If slow environmental changes are taking place these could not be measured in the short survey period nor their causes assessed. Certain factors may be obscuring the picture, e.g. flow and dilution rates.

(ii) The apparent poor correlation between the bacterial and chemical results (e.g. at station 8) indicates that chemical analyses cannot be relied upon as the sole criterion of water quality in natural purification systems, chemical improvement need not reflect bac-

Figure 1.



teriological improvement. However, these apparent discrepancies may be due partly to the peculiar type of pollution existing in this system; in other river surveys agreement between bacteriological and chemical results has been found to be good.

(iii) It appears that organisms of definite faecal origin are able to survive in natural waters for considerable periods particularly if their immediate environment remains fairly constant and suitable nutrients are available.

(iv) From the results of chemical, biological and bacteriological analysis it is obvious that the existing pollution of the Klipspruit and parts of Olifantsvlei is due to the discharge of sewage effluents with local incidental faecal pollution. It is also apparent that the vlei possesses an extraordinary power of selfpurification and is capable of dealing with a complicated set of polluting factors more efficiently than a river.

Flowering Plants.

The Klip (Station 1). The bed of the stream was mostly bare with small patches of the aquatic *Scirpus fluitans* LINN.

The Klipspruit (Stations 2a and b). At station 2a the stream was fast-flowing and contained large, dense submerged growths of *Scirpus fluitans* right across the bed. At station 2b the flow was slower and there was less *S. fluitans* but some thin *Lagarosiphon major* (RIDLEY) MOSS in the shallows.

The Vlei. The difference between the Klip and the Klipspruit arms of the vlei is as pronounced in the vegetation as in the water. The thick layer of peaty deposits which fills most of the Klip arm is always waterlogged but not submerged except during floods. It was covered with the common bullrush, *Typha latifolia* LINN., with some rather stunted *Phragmites communis* TRINIUS; there was a certain amount of *Polygonum lapathifolium* LINN. and the fern *Dryopteris thelypteris* (LINN) var. *squamigera* SCHLECHT was abundant. *Ranunculus meyeri* HARVEY grew on damp ground or in shallow water. Around and in the patches of open water were the smaller rushes *Juncus exsertus* BUCHANAN and *J. oxycarpus* E. MEYER. *Scirpus fluitans* grew in pools and in running water and was the only truly aquatic plant.

The swampy Klipspruit arm gave another picture. Apart from the channels and pools the region was largely overgrown with luxurious growths of *Phragmites communis* with some *Typha latifolia*. Along the borders of pools and on wet soil were extensive patches of *Crassula natans* THUNBERG, *Cotula coronopifolia* LINN., *Ranunculus meyeri* HARVEY and *Nasturtium officinale* R. BROWN. These were usually mixed with the grass *Paspalum* sp. which was

common wherever there were no growths of the larger reeds. *Alisma plantago* LINN., the water plantain, was common at the edges of pools and in shallow water and there was an occasional plant of *Kniphofia* sp. *Polygonum lapathifolium* LINN. was present but nowhere abundant. In the pools and along the edges of channels there were thick growths of *Lagarosiphon major* (RIDLEY) MOSS but no *Scirpus fluitans*.

Outlet Region. The same swamp plants were found here as at stations 5 and 6, in the eastern arm of the vlei, and the growths of *Phragmites communis* were particularly dense. At the weir there was some *Potamogeton pusillus* LINN. and *Lagarosiphon major* growing in open Water. When the region was first visited in April 1954 the channels below the weir down to the rapids at station 8 were practically choked with *Potamogeton pusillus*, *Alisma plantago* grew at the edges and in open water to a depth of $2\frac{1}{2}$ feet, and there patches of *Cotula coronopifolia* at the edges or in shallow water.

When the water at station 8 went acid in January and February, 1955, all the *Potamogeton pusillus* died off and had not recovered by October 1955. It was found in the channel immediately below the weir in May 1955 but this was above a direct inflow of acid Klip water running down to the outlet below the embankment. The pH at the weir was 6.4 whereas at station 8 it was 5.45. It appears that *P. pusillus* cannot tolerate a low pH, probably not below 6.0 The *Cotula coronopifolia* at station 8 was also unhealthy and leafless during February and March but soon recovered, the *Alisma plantago* was not affected.

Algal Flora (General), Plankton Net Studies.

Much of the material caught in the net was not true plankton but epiphytes stirred up by the net or in other ways.

Station 2b: (On the Klipspruit). There was usually very little plankton or floating algae at this station. Table 6 shows that the composition was very variable. Diatoms formed the bulk when the first samples were taken in November 1954 but these practically disappeared in February, 1955, after a period of strong flow and low pH; they had returned by July when the pH had risen and the flow was steady. The composition of the filamentous algae was also rather variable. (table 6).

Station 5: (On the Klipspruit). Plankton net catches contained large quantities of plankton and stirred-up epiphytes except in February and March, 1955, after a period of heavy flow and low pH. This period particularly affected the diatoms which did not recover until August. Apart from these the numerically important

algae in the samples were *Scenedesmus* spp., *Cosmarium* sp. and *Closterium* sp. cf. *peracerosum*. Filamentous algae were usually abundant during the dry season (*Ulothrix*).

Station 7 (The Weir). There was also a distinct drop here in the number of diatoms in the samples during summer and autumn, sometimes none were recorded. For the rest the samples consisted mainly of *Scenedesmus* spp. and *Cosmarium* sp. Filamentous algae were usually abundant, except during February and March.

Station 8 (Outlet). The effect of the low pH during the wet season was most marked at this station. The very low pH in February resulted in the virtual disappearance from the samples of the diatoms, *Scenedesmus* spp., *Cosmarium* and *Closterium*. Recovery was slow as the pH remained low until July. Though no floating or drifting algae were recorded in March some *Scenedesmus* sp. cf. *arcuatus* was found mixed with *Ulothrix*.

There was usually an abundant growth of filamentous algae at this station but most of it died off with the low pH prevailing during February. Thick growths of *Ulothrix* appeared during April but large masses of it died off, periodically, during the next two months, specially in mid-stream. This was put down to the continuing low pH which may have fluctuated though a continuous record was not available.

Station 3 (Rietfontein) Table 10: The water at this station had a pH below 5 for most of the year and was always acid, the algal flora was quite different to that at the other stations. In spring 1954 the water was full of floating filaments of *Mougeotia* sp: these, with their sparse chlorophyll content, gave the water a dirty, pale olive appearance. By November the water was practically clear with very few filaments; apart from these there was hardly ever any true plankton except for outbursts of *Chromulina* sp. in August and October 1955. At other times the net collected only stirred-up epiphytic cells or pieces of filamentous algae. *Mougeotia* sp. and *Sphaerocystis* sp. were characteristic species. The diatom association was also characteristic.

Studies on Diatoms.

As is well known, the study of the algal flora of a natural water requires much time but the analysis of the diatoms and their communities is possible on the basis of a series of preserved samples. Diatom analysis gives reliable results concerning the ecological conditions of the localities where the samples were collected. The following descriptions of the diatom communities are based on ten samples, seven of which I collected on 24th September, 1957.

1. Station 3, Rietfontein. Slimy deposits on submerged grasses and reeds.
2. Station 3. Brownish mud from a deep spot.
3. Station 2b, Klipspruit. Deposits on stones.
4. Station 2b. Bottom mud.
5. Station 2c, Klipspruit near Kliptown.
6. Station 5, the part of the swamp south of Kliptown and Nancefield. Among *Lagarosiphon* plants.
7. Station 7, weir.

The other three samples were kindly collected by Dr. A. D. HARRISON. They were as follows:

- 6a. Station 5. The same locality as sample 6.
- 8a. Station 8, outlet. *Batrachospermum* plants from a stony run just below the road bridge.
- 8b. Station 8. Deposits on stones and submerged plants in regions of quiet flow or small backwaters.

The floristic enumeration of the diatoms found in the samples has been published elsewhere (CHOLNOKY, 1958A); This showed that the "floristic presence" of a species, i.e. the mere presence of its frustules in the sample, does not necessarily establish the character of the locality where the sample was collected. In some parts of the swamp, the flora is composed of species which prefer polluted waters with a high N-content and in other parts of diatoms which are either typical of acidobiontic environments or of katharobic, neutral waters; during floods there is much mixing and therefore a picture of conditions based on the mere "floristic" presence would be very confusing and misleading and so the floristic list will not be repeated in this paper. However, the exhaustive description of the associations and their percentage composition is repeated here in an abbreviated form.

The results of the THOMASSON-Analyses will be found in table 11 which gives the percentage incidences of the commoner species found in the samples, except from sample No. 4 which contained too much mud to be analysed reliably. As sample No. 3 was collected at the same place at the same time the omission of No. 4 does not influence the results. In the table the letter "t" (trace) means that the species were found in the sample concerned only in the course of the floristic but not in the THOMASSON-Analyses.

The following species in the table are acidobiontic: *Eunotia exigua*, *E. pectinalis* with its varieties, *Frustulia magaliesmontana*, *F. rhomboides* var. *saxonica* and *Pinnularia acoricola*; this means that their optimum pH is 4 to 5 and, in any case, lower than 6. They were present in a high frequency in samples 1 and 2 (Station 3) but some, especially *E. pectinalis*, were also present in samples 8a and 8b (station 8). This ties in well with the fact that stations 3 and 8 gave lower

pH values than the other stations. Table 1 shows that the pH at station 3 was consistently lower than at station 8 so it was not surprising to find that the very strict acidobiont, *Pinnularia acoricola* predominated at station 3 whereas *Eunotia pectinalis* which can stand a somewhat higher pH, predominated at station 8 (see sample 8a). In any case the very high percentages of acidobionts in the above-mentioned samples indicate that the acidity of the water must be constantly high at the stations concerned.

Anomoeoneis exilis, *Navicula contenta*, *Pinnularia subcapitata* and its variety, and *P. viridis* are definitely acidophilous, their optimum pH is between 6 and 7. Correspondingly they were also found in the above-mentioned, acidobiontic stations but they were more frequent in localities where the pH did not drop for a long period below 6 nor went above 7. Stations 2b and 2c were therefore typically acidophilic and 5 and 7 (samples 6, 6a and 7) also contained high percentages of acidophilous species. September, 1957, when these samples were taken, had been a wet month and conditions must have been very similar to those in December, 1954, or January, 1955. (See table 1), i.e. the pH must have been lower than 7.

High percentages of the *Nitzschia* species indicate moderately strong pollution of the waters of the swamp as most species of *Nitzschia* require dissolved organic or inorganic nitrogen compounds for their metabolism (they are able to de-aminates these compounds, SAUBERT 1957), and, therefore, their reproduction rate must be dependent on the quantity of dissolved nitrogen compounds available. The limnological examination of the Jukskei River (CHOLNOKY, 1957B) and other experience shows that the relative frequency of *Nitzschia* in the diatom community is proportional to the quantity of dissolved nitrogen compounds. The frequency of *Nitzschia*, therefore, is particularly suitable for assessing nitrogenous pollution, the more so because the representatives of this genus are adapted to live in a wide range of pH values and in a wide variety of ecological conditions; in each condition there would be different species and different relative frequencies but the totals of all *Nitzschia* species present would be similar. In other words the nitrogen content of the water would determine the frequency of *Nitzschia* and the other environmental factors the species composition of the community. In a study on the Jukskei River it was noted that there were some species of this genus which propagate independently of the amount of dissolved inorganic nitrogen compounds (e.g. *Nitzschia linearis*), but these species were so rare in the present samples that they can be neglected in this discussion.

The highest frequency of *Nitzschia* was in sample 3, from station 2b, on the Klipspruit this agrees well with the chemical results for

this station (table 3) and indicates that the high nitrogen content found during 1954—55 continued into 1957. The drop in the *Nitzschia* frequency in samples 5, 6 and 6a (stations 2c and 5) on the lower Klipspruit, shows the effect of self-purification but the whole swamp does not purify the water completely as samples collected at the outlet (8a and b) still contain *Nitzschia* in too high a frequency. This could have been due to re-pollution. The water in the western part of the swamp (samples 1 and 2, station 3) is not highly polluted but the *Nitzschia*-frequency indicates that it contains more than normal amounts of nitrogen compounds originating from pollution of the Klip River. (See table 3, ammonia values for station 1).

The high *Nitzschia* content of the community found in samples 8 and 8b (station 8) is doubtless an indication of secondary pollution as discussed in the section on Inflows and Pollution, page 91. Conditions as a whole are changeable because of the variations in nitrogen content and pH (see tables 1 and 3). As a result of these there is a continuous succession of the diatom communities. In all types of plant association there are species which prefer succession conditions and the diatoms are no exception as they also include species which prefer conditions of constant change. Investigation at the Pretoria sewage works showed that succession species characteristic of changing nitrogen concentrations were *Gomphonema parvulum*, *Navicula confervacea* and *N. seminulum*. Their frequency in and near the outlet was a result of the variability of the amount of dissolved inorganic nitrogen compounds.

Achnanthes microcephala and *A. minutissima* are not sensitive to changes in the pH and nitrogen content but very sensitive to oxygen content, their high frequency, therefore, signifies an abundance of oxygen. The highest frequencies of these were found in samples 6 and 6a (station 5) where the activities of the higher plants and algae must keep the oxygen content constantly at a high level. Because intense plant activity is essential for biological self-purification, the amount of oxygen in the water and consequently the amount of *Achnanthes* in the diatom community must be a measure of the degree of self-purification taking place. This is, therefore, highest at Station 5 and the chemical results are in agreement (table 3).

The figures in table 11 when properly interpreted, give a true picture of the limnological conditions in the swamp but they are also suitable for graphical and especially cartographical treatment. As the figures from various THOMASSON-analyses are comparable and reflect environmental conditions, graphical representations based on them must be more reliable than those based either on incorrect physiological conceptions or on subjective estimations.

The diagrams constructed by PATRICK (1951), PATRICK, HOHN &

WALLACE (1954) and HOHN (1954 and 1956) do not reflect accurately the characteristics produced by any specific limnological-ecological conditions. They claim that a decrease in the number of species with an increase in the number of individuals of diatoms indicates organic pollution, but organic pollution is not the only factor which would produce such a change, other factors or other extremes could do the same. If the criterion of pollution suggested by these authors is used then station 3, Rietfontein, (samples 1 and 2) would appear to be the most polluted locality in the whole swamp, but it really receives no organic pollution and the small number of species is due to a very low pH produced by purely mineral contamination. It is well known that it is not easy to identify diatoms present in a sample but, if the species are not accurately identified no worthwhile conclusions can be based on the subsequent analyses and calculations.

The simplified methods put forward by the above authors are open to the further serious objection that the results are not suitable for cartographical representation. This presentation of results can be very useful for practical workers in a country with a high water consumption and effluent problems. LIEBMANN, 1955A and B, uses a cartographical representation based upon the mere 'floristic presence' of some species, (i.e. their mere occurrence on floristic lists) but the criteria he uses here differ from those in the improved system of saprobic organisms he put forward previously (LIEBMANN, 1951). This emphasises the unreliability of attempts to produce diagrammatic maps and of other methods of demonstrating pollution which are not based on an accurate knowledge of the composition of the diatom community.

The method of working out the ecology 'floristically', that is basing it on the plain lists of species and not on their relative incidence, is not reliable and therefore not appropriate for graphical or cartographical purposes.

The method developed by CHOLNOKY, 1958B, gives more satisfactory results. In figures 2, 3 and 4 the topography of Olifantsvlei has been schematised as the distances between the stations were irregular and sometimes too small to be convenient on a diagram. The swamp is represented by a Y, the left branch of which represents the Klip River arm and the right branch the Klipspruit arm. These two arms are shown joining at station 7, not at station 6 where the streams actually join, as the waters only mix properly below the weir (see page 91). The sampling stations are marked off equidistantly by lines drawn at right angles to the parallel lines forming the Y. The distance between the parallel lines represents 100 % of the diatom community and the shaded portions the percentage fre-

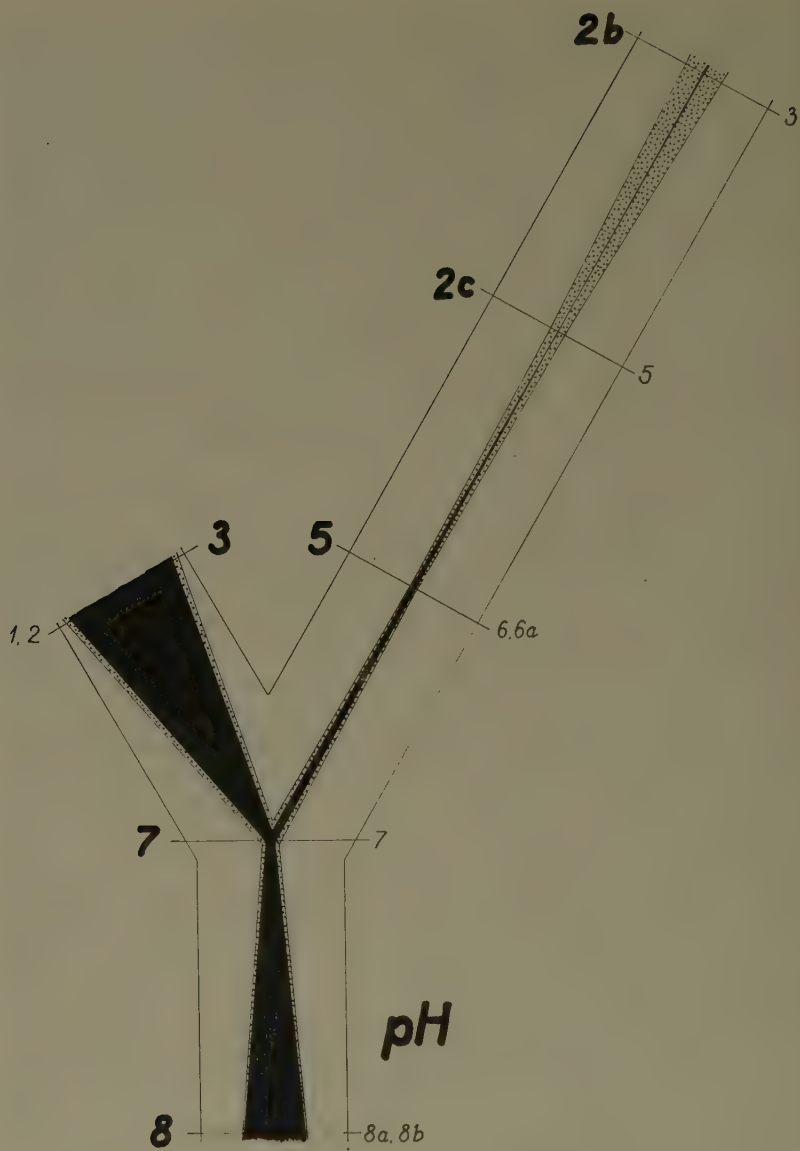


Figure 2.

quency of the groups or species in question. If there had been more than one sample from each station the average frequency would have been used.

Figure 2, drawn as above, presents the frequencies of acidobionts (black zone) and acidophilous diatoms (stippled zone). The diagram shows that in the western branch the acidobionts predominate and in the eastern one the Klipspruit waters favour the acidophilous and not the acidobiontic species. The frequency of both groups decreases more or less regularly to the weir (station 7) but increases below this again. The differences at the various stations can only be due to the variation of pH values which greatly effect the propagation of these species. As mentioned before, they are in accord with the December and January conditions shown on table 1, which were similar to those of September, 1957, when the rainy season began early.

As stated above, the nitrogen content of the water can be used as an index of pollution and this influences the reproduction of *Nitzschia* species. The second diagram, figure 3, gives the frequencies of *Nitzschia* (hatched zone). As mentioned before, a variability of nitrogen concentration results in a succession which favours the increase of the frequency of *Gomphonema parvulum*, *Navicula confervacea* and *N. seminulum*, represented by the stippled zone. Figure 3 shows that the lowest frequency of *Nitzschia* occurred in the western branch of the swamp and the highest in the Klipspruit (station 2b). Self-purification results in a decrease at station 5. Below this station the frequency of *Nitzschia* increases again to high values at the outlet (station 8). The variations shown on the diagram and the reasons for them have been discussed previously.

The third diagram (figure 4) shows the frequency of *Achnanthes microcephala* and *A. minutissima*, the reproduction of which is largely dependant on the oxygen content of the water. This makes them useful indicators of the amount of oxygen present. The distribution of the *Achnanthes* species justifies the following conclusions:

- (a) the oxygen content in the west part of the swamp is not exceptionally high,
- (b) the low frequency in the Klipspruit, station 2b, shows the low average oxygen content of the river there, this ties in with the high nitrogen content,
- (c) the high frequency at station 5 shows the high oxygen content concomitant with intensive plant activity and self-purification,
- (d) the decrease in frequency towards the outlet shows that there is a decrease in oxygen content there.

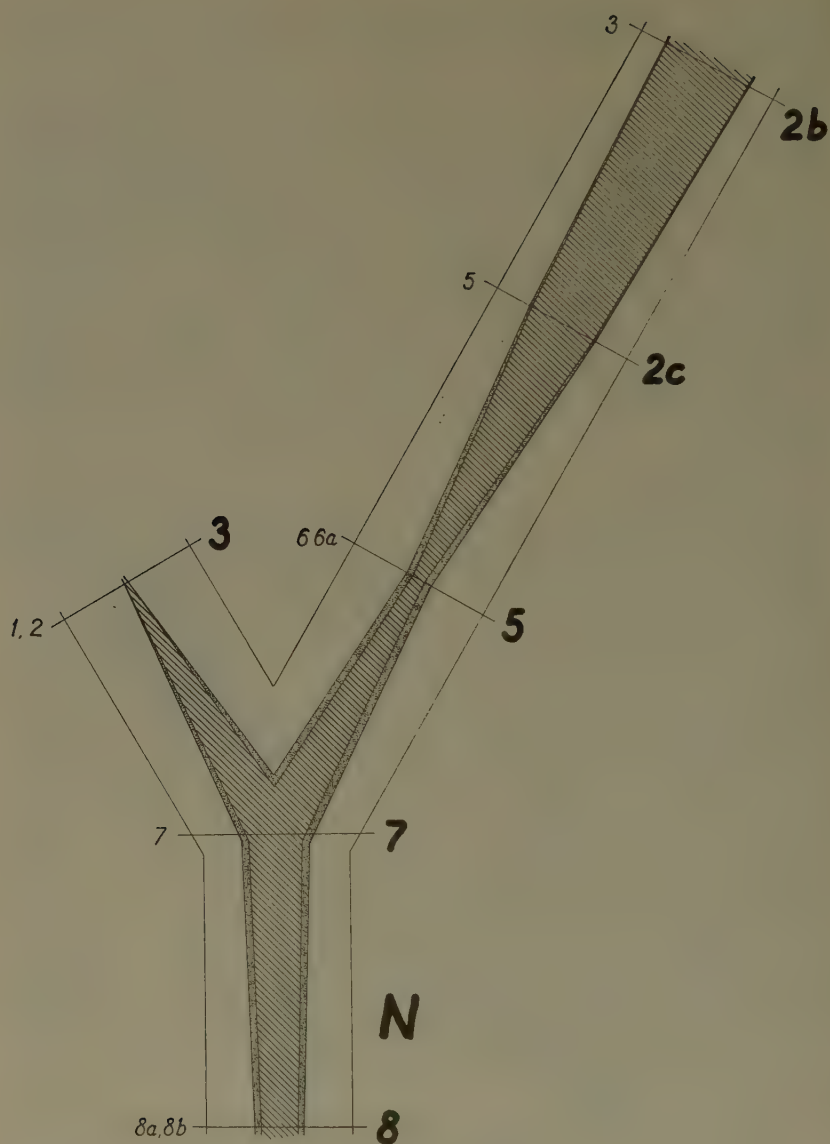


Figure 3.

The Fauna.

The two main types of pollution had a great influence on the fauna of the various parts of the swamp. The mineral pollution in the Klipspruit was mainly in the form of neutral sulphates by the time it reached stations 2a and b, at the top of its arm of the swamp. The pH usually lay between 6.5 and 7.5, except in the rainy season. This had no obvious effect on the fauna. The organic pollution, however, had a marked effect.

The strong acid pollution in the Klip River had a profound effect on the fauna of its arm of the swamp, station 3. These effects disappeared lower down, after confluence with the Klipspruit, except during the rainy season.

The effects of organic pollution in the Klipspruit disappeared by the time the stream reached station 5, near the confluence, and the continuing high nitrates had no obvious effect. The fauna appeared to be normal for a clean, slow-flowing, High Veld stream.

The rich entomostracan fauna at the Weir (station 7) reflected the chemical enrichment of the water running into the stretch of deeper, open water there. At the outlet (station 8) the fauna was normal for streams in the district except when the water went acid.

Detailed Description.

The Klipspruit (Stations 2a and 2b) Table 12.

The most important species, numerically, was *Paracyclops* sp. (c.f. *poppei*) which dominated the fauna for most of the year. During the dry season *Chaetogaster* spp. became abundant but disappeared with the heavy rains probably because they were washed away. There was a sudden outburst of *Cyclops* spp. in October 1954 but these soon disappeared. Chironomidae were usually fairly well in evidence.

In similar but unpolluted streams a number of may-flies, mainly Baetidae, would be expected but the only one occurring here was *Austroclaeon virgiliae* which is normally found in slower flowing water. The absence of the others must have been due to the pollution.

Pollution effects. The following features were considered to be due to the sewage works effluent and other organic pollution:

- 1) the comparative abundance of *Paracyclops* which is commonly found in sewage works effluents in the Transvaal and was also found by HARRISON, 1958B in a polluted stream in the Cape Province;
- 2) the numbers of *Chaetogaster* spp. which are not normally found in a fairly fast stream of this type;
- 3) the small numbers of Ephemeroptera;

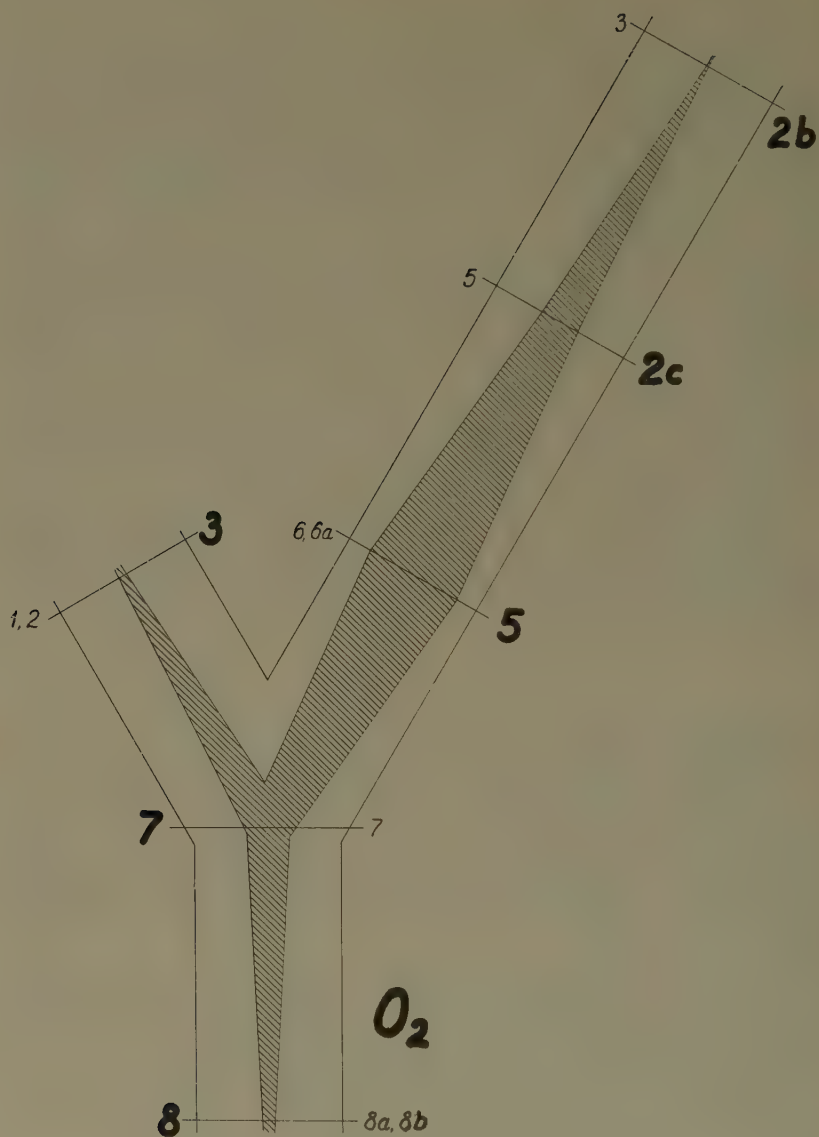


Figure 4.

- 4) the absence of *Pseudagrion* spp. (there were a few *Enallagma* sp.);
- 5) the absence of Trichoptera, even in stony habitats (except for an occasional *Argyrobothrus*);
- 6) the almost complete absence of *Simulium* spp. which were not even found in the fastest parts of the current.

We have here an example of the effects of a specialised pollution which was largely sewage works effluent discharged after treatment in biological filters and settling tanks but still containing a certain amount of organic matter and nitrate and ammoniacal nitrogen. The sewage works originally received both domestic and industrial wastes. Conditions were not worse than beta-mesosaprobic but there seemed to have been toxic effects.

Station 2b, where the Klipspruit enters the swamp, was sampled again in November, 1957, when the diatom samples were taken. Further deterioration had taken place and there was a dense population mainly of *Nais* sp., but, also large numbers of red *Chironomus* larvae, (seen here for the first time) and a lot of *Vorticella* and other peritrichs.

Station 5, near the confluence, Table 13.

Most samples were taken in a healthy growth of *Lagarosiphon major* where there was no detectable current though the flow in the channel a few feet away was about 15 to 25 cm./second. The fauna was normal for a slowflowing stream in the district and there was no obvious sign of pollution. The fauna cannot be compared directly with that of the station above where current speeds were higher; in slow-flowing water such forms as *Baetis* spp., *Pseudagrion* spp. and *Simulium* spp. were not to be expected. However, differences in current speed would not account for the virtual disappearance of *Paracyclops* sp. (c.f. *poppei*) and the drop in numbers of *Chaetogaster* spp. The fauna was of an oligosaprobic type but the high incidence of *Cyclops* spp. (table 13) indicated a certain amount of enrichment showing that recovery was still not quite complete. Apart from the *Cyclops* spp. the fauna consisted mainly of Chironomidae but a number of other organisms occurred in small numbers.

The Weir (Station 7) Table 14.

The Weir was at the end of the deeper section of the vlei which formed a large mixing and maturation zone. Here the ammonia nitrogen figures were always low and the nitrates only high in winter. At the sampling point the water was deep (6 to 8 feet) and the flow very slow, in fact conditions were practically lacustrine and a different fauna was to be expected from the station above. The fauna was

largely dominated by *Cyclops* spp. but Chironomidae, Corynoneurinae and *Chaetogaster* spp. were very much in evidence. Others occurred in small numbers regularly or seasonally, for instance there were spring outbursts of *Simocephalus* sp. (September) and *Ceriodaphnia* sp. (October). The fauna was fairly dense as would be expected in a small, enriched, eutrophic lake or pond. The frequencies of *Chaetogaster* spp. and *Cyclops* spp. in the total population were greater here than at station 5, probably indicating some deterioration, reflected more definitely by the bacteria and diatoms.

The Outlet (Station 8), Table 15.

Samples were taken in water weed in flowing water (about 23 to 30 cm/sec.). The weed was mostly *Potamogeton pusillus* until it disappeared in January 1955 after which samples were taken in submerged *Alisma plantago*.

Here again *Cyclops* spp. formed a very important part of the fauna especially in spring and summer; many of these copepods may have come down from the deep water region above. *Chaetogaster* spp. had their highest incidence in winter when current speeds were slow. Chironomidae were important with a high proportion of *Corynoneura* spp. (See section on Chironomidae), their relative frequencies fell off towards the end of the survey but there was no evidence of a change in their actual numbers. *Hydrozetes* sp. increased in incidence when the water went acid (c.f. Station 3).

No quantitative samples were taken but it was noticed that the faunal density dropped after the *Potamogeton pusillus* disappeared in January, 1955.

Samples were also taken in a stony run just below the outlet (table 16) where current speeds varied between 70 and 95 cm/sec. One sample was taken in 1953 with a net of 11 mesh/cm. and others in 1954, 1955 and 1957 with a net of 25 mesh/cm. There was always a dense algal growth on the stones except when the very acid conditions prevailed. The samples taken in 1953 and 1954 consisted largely of the caddis larvae, *Cheumatopsyche maculata* and *Macronema* sp. (probably *M. natalense* ULMER) and Chironomidae. On both occasions the fauna was dense. After the water went strongly acid in the summer of 1955 there was a marked change; though samples were not quantitative it was very obvious that the faunal density had greatly decreased. Changes in the composition (table 16) were: the falling off of the Trichoptera and Chironomidae, increases in the incidence of Naididae, and the appearance of *Paracyclops* sp. This change would normally be associated with mild organic pollution but, as there were no effluents entering the stream here, it must have been due to the fact that large growths of filamentous algae appeared and died off

frequently during the period. The falling off in the numbers of caddis, *Simulium* and Chironomidae was almost certainly due to the acid conditions, and they began to recover in October, 1955, after the pH had been higher for some time.

In November 1957 a sample was taken at a time when the station had recovered temporarily from acid conditions. There were very dense growths of algae on the stones, mostly *Batrachospermum* sp. and *Fragilaria hungeriana* GRÜNHOF, and there were still animals present which are normally associated with mild organic pollution. At no time was the fauna in these runs and stickles normal; this was almost certainly due to the thick algal growth on the stones, which would inhibit stone-clinging Baetidae and other forms, and to the organic drift the stream received from the very eutrophic lake above, which would encourage the large numbers of Hydropsychidae sometimes found.

Station 3, Rietfontein, Table 17.

HARRISON, 1958A, discusses the fauna of acid polluted water in the Transvaal including this part of Olifantsvlei. Fuller details of the position at this station are given here. The fauna consisted mainly of Chironomidae (mostly *Pentapedilum anale* Fr.) with high incidences of the caddis *Argyrobothrus* sp. and the mite, *Hydrozetes* sp. (Oribatoides), at various times (see table 17). These were the characteristic animals of the acid parts of the vlei. *Argyrobothrus* sp. occurred elsewhere, but was much more numerous in the acid water.

The Chironomidae. Table 18.

As it was not possible to identify larvae, adults were netted on the spot and a number were bred out in the laboratory from samples taken in characteristic habitats.

Table 18 shows that the composition of the Chironomidae was very different at the four stations sampled. At station 2b, on the Klipspruit just before it enters the swamp, the species composition reflected the severe (polysaprobic) conditions there in November 1957; red larvae of *Chironomus palustris* were very abundant. Stations 5 and 8, the lower Klipspruit arm and the outlet, had more normal populations and the extra Orthoclaadiinae at the outlet must have resulted from the stronger flow.

The continuous low pH at station 3 on the Klip River arm, resulted in a very distinct chironomid fauna. *Pentapedilum anale* always dominated aerial nettings and laboratory breedings but *Chironomus linearis* was also very characteristic (see HARRISON, 1958A).

Ecological Notes: *Pentaneura* spp. were seen crawling on top of

muddy bottoms or among weed and algal filaments, the other Tanypodinae lived in the mud. Tanypodinae were not found at station 3 where it was constantly acid. *Corynoneura elongata* lived in muddy bottoms or in lumps of mud trapped among weed. *Tanytarsus pallidulus* constructed its tubes out of mud and these protruded from muddy bottoms or from lumps of mud trapped among weed; its larvae were of the typical *Tanytarsus* type. SCOTT, 1958, records this species from a backwater in the Great Berg River. Table 13 shows that there were very few typical *Tanytarsus* larvae in normal weed samples at station 5, so it must be surmised that the larvae caught in weed there were mainly the Orthocladiinae (see Table 18, station 5), *Dicrotendipes pilosimanus* and *Tanytarsus* (*Calopsectra*) *nigricornis*.

Although Orthocladiinae were commoner at station 8 than at station 5 none were bred out from weed samples taken there. The only chironomids to come out were *D. pilosimanus*, and *T. (C.) nigricornis*. The latter was usually very abundant in flight and on shaded surfaces at this station. The commonest Tanypodinid at station 8 was *Pentaneura dusoleili*, SCOTT, 1958, found this in many localities but mainly in still or slow-flowing water.

Other more universal species found in acid water were *Metriocnemus dewulfi*, *Limnophyes natalensis*, *Corynoneura elongata* and *Tanytarsus pallidulus*, SCOTT, 1958, found the latter with *P. anale*, in soft, acid water near Cape Town.

DISCUSSION

In this study Olifantsvlei has been considered as a region of intense natural purification of polluted waters. Three main types of pollution were present in streams entering the swamp: mineral acid pollution, organic pollution and bacterial pollution by organisms of faecal origin. All three types of pollution were removed to some extent.

The acid is neutralised by the underlying dolomite. However, the region cannot deal with the larger volume of acid water pouring in during the rainy season and the acid is then neutralised lower down the Klip River.

There was very little free organic matter present in the Klipspruit by the time it reached the top of its arm of the swamp (station 2a and b) but there was till a fair amount of saline ammonia and nitrates, originating from the Klipspruit Sewage Works. The swamp dealt with most of the ammonia nitrogen by the time the water reached station 5, near the confluence and the nitrate nitrogen by the time it reached the outlet. During the winter, when the reeds died back and plant activity slowed down, a lot of the nitrate passed through the

vlei. This bears out the contention that nitrate nitrogen does not disappear as rapidly under natural conditions as does ammonia nitrogen.

KREFT, et al, 1958, working on sewage works effluent, has shown that saline ammonia disappears from solutions of the order of 20 to 50 mg/lit. (as N) within hours when these solutions are buffered to a pH of over 8.4; their later experiments (personal communication) show that at pH values of 4.5 to 6.5 there is no appreciable disappearance after a week. In Olifantsvlei saline ammonia concentrations were greatly reduced in the swamp as a whole and even between the top and the bottom of the Klipspruit arm; this cannot be explained by dilution. The process was unaffected during the wet season when the pH was low and retention periods in the whole swamp could not have been more than a few days at the most, and water must have passed from station 2 to 5 in a few hours. It would seem, therefore, that the saline ammonia must have been removed by biological activity, probably the metabolism of algae and higher plants. It is possible that at all times of the year, part of the saline ammonia was oxidised to nitrate which could have been used by plants or passed through to the outlet.

Bacterial purification is marked. The Klipspruit carries mainly bacteria of faecal or possible faecal origin from the sewage works effluent, but also saprophytic and soil bacteria, the latter particularly during the rainy season. All these types show marked reduction though there is evidence of incidental faecal pollution in the swamp itself which was masking an otherwise efficient removal. The increase of saprophytic bacteria again in the lower parts of the vlei was probably due to the fact that this deeper area contains large amounts of decaying vegetable matter.

Correlation between Chemical, Floral and Faunal Results (Table 19)

Table 19 shows that there was a relatively close agreement between the chemical, bacterial, diatom and faunal results, bearing in mind that diatom samples were taken in the wet season only. All disciplines showed the sewage pollution and subsequent self-purification. Further enrichment in the body of the marsh was shown by all biological analyses at the Weir (station 7); chemical samples were not taken here regularly as it was so near the outlet (station 8) but the few samples taken showed that the pH did not drop as low as at station 8 during the wet season. With organic enrichment there were increases in saprophytic bacteria and not necessarily faecal bacteria.

The acid pollution at station 3 was shown by the chemical, diatom

and faunal results, the characteristic faunal association remained much the same throughout the year.

APPENDIX

The following were also found in acid water at Station 3 or nearby:
Rotatoria.

Brachionus quadridentatus var. *brevispinus* (EHRBG.), *Lecane* (*Monostyla*) *bullata* (GOSSE).

Notonectidae.

Anisops varia FIEB.

Dytiscidae.

Rantus peringueyi RÉG., *Clypeodytes heiroglyphicus* RÉG., *Amarodytes praestans* OMER-COOPER, *Herophydrus oscillator* SHP., *Hyphydrus aethiopicus* B.-B.

Gyrinidae.

Gyrinus natalensis forma *typica* (RÉG.), *Aulongyrus alternatus* RÉG.

Lepidoptera.

Nymphula sp.

Culicidae.

Aedes caballus THEOBALD.

The following were collected in the Klipspruit arm or near the outlet:

Rotatoria.

Testudinella patina (HERMANN), (Station 8), *Brachionus calyciflorus ampiceros* (EHRBG) (Station 8).

Sphaeridae.

Pisidium georgeanum KUIPER (Station 5).

Cladocera.

Pleuroxus aduncus (JURINE) (Station 2A), *Chydorus sphaericus* (O.F.M.) (Station 7).

Odonata.

Sympetrum fonscolombei SELYS (Station 8), *Ischnura senegalensis* (RAMBUR) (Stations 5 and 8).

Notonectidae.

Anisops poweri HUTCHINSON. (Station 5).

Lepidoptera.

Nymphula sp. (Station 5).

Dytiscidae.

Herophydrus oscillator SHP. (Stations 2A, 8 and 5). *Bidessus* sp.? *B. sharpi* RÉG. var. (Station 8), *Rantus peringueyi* RÉG. (Station 2B), *Laccophilus vermiculosus* GUST. (Station 2B), *Laccophilus adjutor*

GUIGN, (Station 5), *Laccophilus congener* OMER-COOPER (Stations 2B and 7), *Guignotus lineolatus* BOH. (Station 5).

Gyrinidae.

Aulonogyrrus alternatus RÉG. (Station 2A and 8), *Aulonogyrrus marginatus* AUBÉ (Station 8).

Diptera.

Culex univittatus THEO. (Station 8), *Dixa (Paradixa) harrisoni* FREEMAN (Stations 5 and 7), *Bezzia nicator* DE M. (Station 8), *Culicoides pycnostictus* I. & M. (Station 6) *Sphaeromyias meeseri* DE M. (Station 6).

The authors would like to thank Professor J. H. DAY for his helpful criticism of the manuscript, the chemists of the National Institute for Water Research, specially Miss D. SAMPSON, for the water analyses, and the following systematists for their identifications: Dr J. HAUSER (Rotatoria), Dr J. P. HARDING (Cladocera), Dr (Mrs) J. OMER-COOPER (Dytiscidae), Professor Dr. P. BRINCK (Gyrinidae), Mr P. FREEMAN (Dixidae and Chironomidae), Dr B. DE MEILLON (Ceratopogonidae), Mr H. PATTERSON (Culicidae) and Mr J. KUIPER (Sphaeriidae).

This paper is published by permission of the South African Council for Scientific and Industrial Research.

REFERENCES

- CHOLNOKY, B. J. - 1958A - Die Diatomeenassoziation des Sumpfes Olifantsvlei südwestlich Johannesburg. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 71: 4.
- 1958B - Hydrobiologische Untersuchungen in Transvaal II. Selbstreinigung im Jukskei - Crocodile - Flusssystem. *Hydrobiologia*, 11: 3/4, 205—266.
- HARRISON, A. D. - 1958A - The effects of sulphuric acid pollution on the biology of streams in the Transvaal, South Africa. *Verh. int. Ver. Limnol.* 13: 603—610.
- 1958B - Hydrobiological studies on the Great Berg River, Western Cape Province. Part 4: The effects of organic pollution on the fauna of parts of the Great Berg River System and of the Krom Stream, Stellenbosch. *Trans R. Soc. S. Afr.* 35: 3.
- HOHN, A. H. - 1954 - The Catherwood Diatometer, a new apparatus for evaluating stream conditions. The Science Counselor, December 1954, Pittsburgh.
- 1956 - The Diatometer, a continuous record method for indicating water quality. Western Petroleum Refiners Association. Presented at a stream pollution and waste disposal conference, Wichita, Kansas. PC 56—6.
- KREFT, G., VAN ECK, H., & STANDER, G. J. - 1958 - A short note on the possibility of removing ammonia from sewage effluent by raising the pH. *Water and Waste Treatment J.*, July-August, 1958.
- LIEBMANN, H. - 1951 - Handbuch der Trinkwasser- und Abwasserbiologie, Bd 1. München.

- 1955A - Erfahrungen bei der Ausarbeitung des Wasssergüte-Atlas
von Bayern. Aktuelle Problem Inom Vattenvarlden. Kgl. Schwedische
Akademie der Ingenieur-Wissenschaften. Stockholm, 1955: 29.
- LIEBMANN, H. - 1955B - Die Kartzierung der Wasssergüte beschrieben an
Flusstauen und Seen Süddeutschlands. *Ber. d. Abwassertechnischen
Vereinigung* e. V. Heft 6.
- PATRICK, R. - 1951 - A proposed biological measure of stream conditions.
Verh. int. Ver. Limnol. 11: 299.
- , HOHN, M. H. & WALLACE, J. H. - 1954 - A new method for determi-
ning the pattern of the Diatom Flora. *Notulae Naturae* 259. Philadelphia
- SCOTT, K. M. F. - 1958 - Hydrobiological Studies on the Great Berg River,
Western Cape Province. Part 3: The Chironomidae. *Trans. R. Soc. S.
Afr.* 35: 3.

Laboratory experiments on the growth of *Tilapia* spp.

1. The Value of Various Foods

by

C. C. CRIDLAND

East African Fisheries Research Organization, Jinja, Uganda.

INTRODUCTION

Besides being of great economic importance in many tropical inland fisheries, *Tilapia* present a number of problems of great biological interest.

Whereas most animals conform fairly closely to a general pattern of growth and usually achieve a size and life span characteristic of the species, fish are among the more plastic of animals in the sense that their growth-rate and ultimate size may be greatly affected by their physical and biological environment. Among fishes, *Tilapia* show this type of morphological plasticity to a very high degree. It is this characteristic which is of such particular interest and in this respect most of the African species of *Tilapia* seem to behave in a similar way. Their growth-rate and ultimate size is determined very largely by the conditions and the environment in which they have grown. Their growth-rate may be either fast or slow and certain species may reach sexual maturity at ages ranging from four months to three years and at sizes ranging between ten and thirty centimetres.

Field studies have been carried out on the growth of *Tilapia* spp. in many parts of the world and in a great variety of habitats including lakes, ponds and dams. While it has been possible to relate certain environmental conditions with the type of growth achieved and the density of the populations maintained, it has not been possible to determine adequately the significance of the several factors which bring about these results. It was for this reason that some laboratory experiments were planned in the hope of determining the

relative significance of the food eaten and the effect of physical conditions such as light intensity and temperature.

The first of this series of experiments (the results of which are described below) was designed to discover the effect of various types of food and to select the most suitable diet to be used in subsequent experiments.

METHODS AND MATERIAL

Fry for the following experiments were obtained from a single brood of approximately 500 eggs resulting from a successful artificial fertilisation of *Tilapia esculenta*. Hatching occurred after six days in an „artificial mouth” (E.A.F.R.O. Annual Report for 1954/1955).

The yolk sac was resorbed and the young fish started to feed between the tenth and fourteenth day after hatching. At this stage the average length of the fry was 14.8 mm and the average weight 0.044 g.

The brood was then divided into fifteen batches of fifteen fish each and over a period of twelve months each batch was fed on a certain type of food of constant quality. The fish were fed twice daily at regular intervals with as much as they could consume.

In the feeding experiments glass aquaria were used which contained twelve litres of water. The water was 28 cm deep and was changed twice a day; the aquaria were well aerated. The temperature of the water did not fall below 21.5°C nor did it exceed 23.5°C.

The fish were measured and weighed every thirty days after anaesthetization in a 0.4 % solution of urethane. This concentration was enough for the small fish but as much as 0.6 % was used as the fish grew bigger. Dividers were used for measuring the young fish and callipers as the fish increased in size. All measurements were made to the nearest millimetre, except in the very young specimens which were measured to the nearest half millimetre. The length is defined as the distance from the tip of the snout to the centre of the fork of the tail.

In addition to the feeding experiments carried out in the laboratory a hundred *Tilapia esculenta* fry originating from the same brood were grown for a period of eleven months in two live boxes floating in the lake. These boxes were placed in a sheltered bay among weeds, approximately 100 yards from shore in six feet of water over a muddy bottom.

Both boxes consisted of wooden frames covered with mosquito gauze and measured 70 cm long, 30 cm high and 30 cm wide. The bottoms and removable tops of these boxes were made of wood. Cork was fitted to the outside of the lid to keep the boxes at the sur-

face. In one of the boxes two large jars were inserted at the bottom as it was hoped that these would trap floating material and hence increase food supply. Fifty fish were placed in each box.

Every 30 days these fish were taken to the laboratory to be weighed and measured and were then returned to the floating boxes the same day.

Experiments were also carried out to test the effect of crowding. Two small size aquaria as described above and two larger ones containing one hundred and thirty two litres of water were used. The water was 27 cm deep and was changed once a week. Faeces and decaying food were removed daily. The aquaria were well aerated; the temperature of the water fluctuated between 21.5°C and 23.5°C. Ten fish were placed in each of these four aquaria. If any fish died it was replaced with another of approximately the same size so as to keep the numbers constant. This experiment lasted twelve months.

In order to compare the growth rate of *T. esculenta* and *T. variabilis*, eggs from both species were artificially fertilised on the same day. Ten fish of each species were put in two small-size aquaria, they were measured and weighed every thirty days, for a period of nine months, if any fish died they were replaced from a reserve stock.

Both species were kept in adjacent aquaria where temperature (21.5°C—23.5°C) and light intensity were identical, and both were supplied with an excess of food of the same kind. The water was changed twice daily.

The following foods were used in the feeding experiments:

Oligochaete worms (*Stuhlmanina* sp.)

Liver of either sheep or cows

Beef muscle

The flesh of *Tilapia*

The flesh of *Mormyrus*

The stomach contents of *Tilapia* (phytoplankton)

The stomach contents of *Mormyrus* (insect larvae)

Larvae of *Chironomus pulcher* WIEDMANN

Daphnia magna STRAUS

Prawns (*Caridina nilotica* ROUX)

Spirogyra sp.

Euglena sp.

Bemax

Boiled maize meal

The methods used for growing *Daphnia*, *Chironomus* and *Euglena* are described in the appendix.

RESULTS

Figures 1 (a) and (b) show the length and weight made over a period of twelve months by fish fed exclusively on either worms, liver or beef muscle. Table IV shows the results when fish were fed first on beef and later on worms. Worms proved to be the best of these three foods; the fish fed on worms achieved an average length of 11.3 cm and an average weight of 22.2 g.

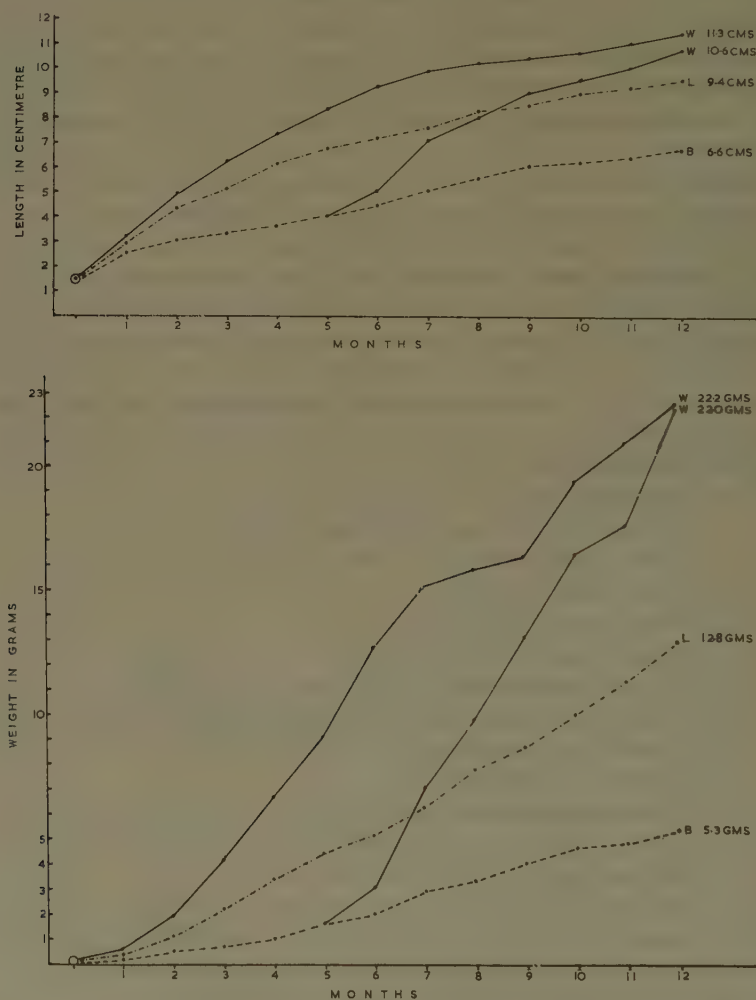


Fig. 1

(a) and (b) Length and weight respectively of *T. esculenta* fed on worms (W), liver (L) and beef (B).

Fish fed on liver did not grow as well as those on worms and attained a length of 9.4 cm and a weight of 13.2 g.

The fish fed on beef muscle made relatively poor growth and attained a length of only 6.6 cm and a weight of 5.3 g. Moreover these fish developed abnormally and showed deformations of the head and tail. These abnormalities became apparent after the second month. The fish fed on worms or on liver remained in a healthy condition throughout the experiment.

After five months the fish fed on beef muscle were divided into two equal batches; one batch was fed as before on beef and the other batch was fed on worms. The latter immediately showed a greatly improved growth-rate, as is shown in Fig. 1. After seven months on worms these fish attained a length of 10.6 cm and weight of 22 g, and were indistinguishable from those that had been fed all the time on worms.

Tables I, II, III and IV record the minimum and maximum lengths of individual fish and the final weight of the smallest and largest individuals. It will be noted that only slight variations in length occurred but there was a considerable difference between the final weight of the smallest and largest fish. On the whole among *T. esculenta* individual variations in growth-rate were not considerable, but this is worth noting as very different results have been observed with *T. zillii*. The results obtained with *T. zillii* will form the subject of a separate paper.

TABLE I
Length and weight data for fish fed on worms.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	3.1	3.2	3.3	—	0.6	—
2	4.6	4.9	5.3	—	1.9	—
3	5.7	6.2	6.8	—	4.1	—
4	6.8	7.3	8.2	—	6.6	—
5	7.5	8.3	8.7	—	9.0	—
6	8.6	9.2	10.5	—	12.6	—
7	9.1	9.8	10.9	—	15.0	—
8	9.5	10.1	11.1	—	15.7	—
9	9.8	10.3	11.2	—	16.2	—
10	9.9	10.5	11.5	—	19.2	—
11	10.0	10.9	12.0	—	20.7	—
12	10.2	11.3	12.6	8.3	22.2	25.4

TABLE II
Length and weight data for fish fed on liver

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.7	2.9	3.0	—	0.3	—
2	4.0	4.3	4.6	—	1.1	—
3	4.9	5.1	5.5	—	2.2	—
4	5.7	6.1	6.7	—	3.4	—
5	6.2	6.7	7.6	—	4.4	—
6	6.6	7.1	8.0	—	5.1	—
7	6.7	7.5	8.7	—	6.2	—
8	7.0	8.1	9.4	—	7.7	—
9	7.0	8.4	9.7	—	8.6	—
10	7.2	8.9	9.9	—	9.9	—
11	7.3	9.1	10.0	—	11.2	—
12	7.5	9.4	10.5	6.7	13.2	18.0

TABLE III
Length and weight data for fish fed on beef muscle.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.4	2.5	2.6	—	0.2	—
2	2.7	3.0	3.4	—	0.5	—
3	2.7	3.3	4.1	—	0.7	—
4	2.9	3.6	4.7	—	1.0	—
5	2.9	4.0	5.5	—	1.6	—
6	3.1	4.5	6.0	—	2.0	—
7	3.6	5.0	6.4	—	2.9	—
8	4.0	5.5	7.0	—	3.3	—
9	5.0	6.0	7.4	—	4.0	—
10	5.0	6.1	7.4	—	4.6	—
11	5.2	6.3	7.7	—	4.8	—
12	5.4	6.6	8.1	3.0	5.3	9.1

TABLE IV

Length and weight data for fish fed on beef muscle for the first five months and then on worms.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.4	2.5	2.6	—	0.2	—
2	2.7	3.0	3.4	—	0.5	—
3	2.7	3.3	4.1	—	0.7	—
4	2.9	3.6	4.7	—	1.0	—
5	2.9	4.0	5.5	—	1.6	—
6	3.5	5.0	6.4	—	3.0	—
7	5.5	7.0	7.7	—	7.0	—
8	6.0	8.0	9.1	—	10.0	—
9	6.8	8.9	9.9	—	13.0	—
10	7.3	9.4	10.5	—	16.3	—
11	7.9	9.9	11.1	—	17.4	—
12	8.5	10.6	11.8	18.7	22.0	26.8

Figures 2 (a) and (b) show the length and weight made over a period of twelve months by fish fed exclusively on either *Mormyrus* stomach contents, *Tilapia* stomach contents, fillet of *Mormyrus* or fillet of *Tilapia*. *Mormyrus* stomach contents consist mainly of Chironomid larvae while *Tilapia* stomachs contain phytoplankton.

Mormyrus stomach contents proved to be the best of these four foods and fish fed on this food achieved an average length of 9.7 cm and an average weight of 13.8 g.

Fish fed on fillet of *Mormyrus*, fillet of *Tilapia* and *Tilapia* stomach contents all reached a similar size and weight at the end of the experiments. Although the group fed on fillet of *Mormyrus* showed, over the first period of six months, the best growth of all four groups, they only reached a length of 7.9 cm and weight of 8.8 g.

Fish fed on fillet of *Tilapia* developed abnormally and showed deformations of the head and tail after the second month, whereas fish fed on the three other foods remained in a healthy condition throughout the experiments.

Detailed information with respect to these fish is contained in tables V, VI, VII and VIII.

Figures 3 (a) and (b) show the length and weight made over a period of twelve months by fish fed on either B.P.W.C. (a mixture of Bemax, prawns, worms and larvae of *Chironomus*), prawns, *Daphnia*, *Spirogyra* or *Euglena*. B.P.W.C. proved to be the best of these foods and the fish fed on this mixture achieved an average length of 12.3 cm and an average weight of 29.1 g. They were at first fed on

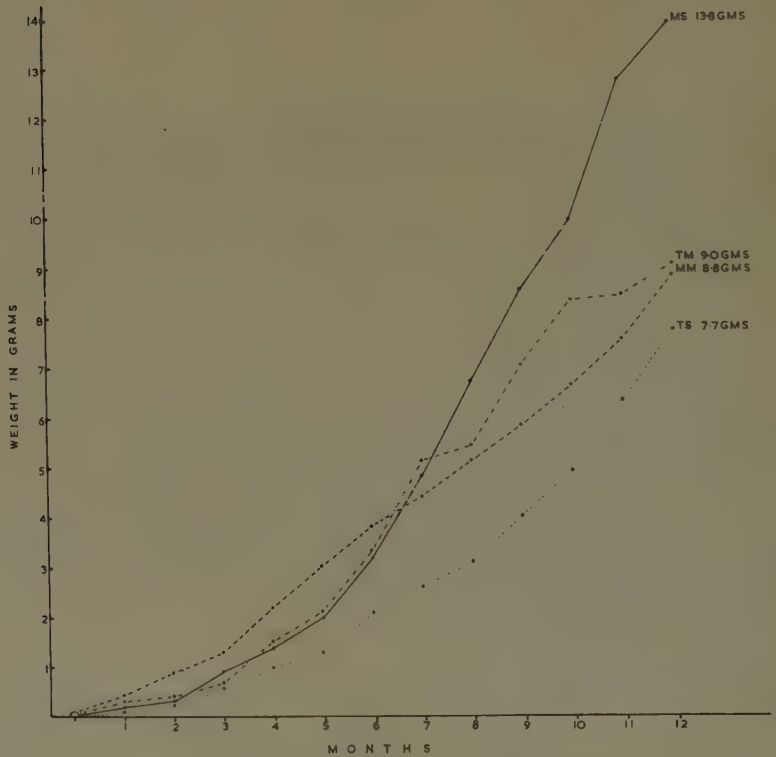
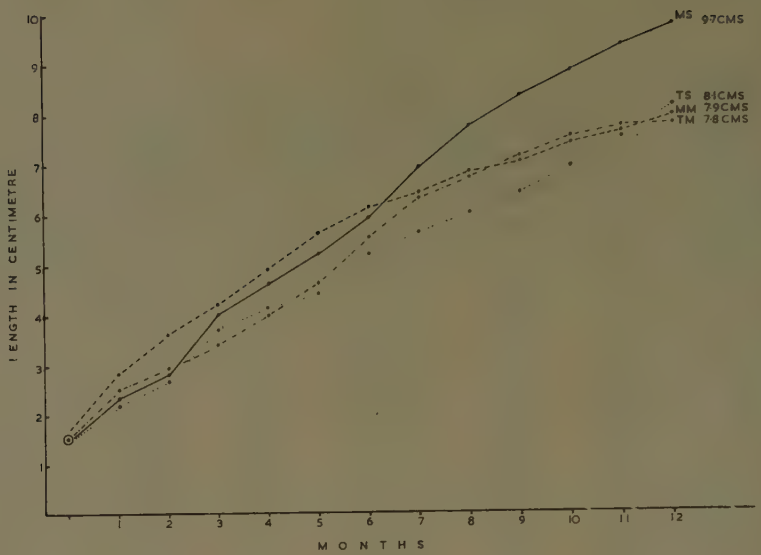


Fig. 2

(a) and (b) Length and weight respectively of *T. esculenta* fed on *Mormyrus* stomach contents (MS), *Tilapia* stomach contents (TS), *Mormyrus* muscle (MM) and *Tilapia* muscle (TM).

TABLE V

Length and weight data for fish fed on *Mormyrus* stomach contents

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.2	2.3	2.4	—	0.2	—
2	2.6	2.8	3.9	—	0.3	—
3	3.6	4.0	4.3	—	0.9	—
4	4.1	4.6	5.0	—	1.4	—
5	4.5	5.2	5.7	—	2.0	—
6	5.5	5.9	6.6	—	3.2	—
7	6.3	6.9	7.6	—	4.8	—
8	6.9	7.7	8.7	—	6.7	—
9	7.2	8.3	9.4	—	8.5	—
10	7.4	8.8	9.9	—	9.9	—
11	7.7	9.3	10.5	—	12.7	—
12	8.0	9.7	11.2	9.6	13.8	22.0

TABLE VI

Length and weight data for fish fed on fillet of *Tilapia*.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.4	2.5	2.6	—	0.3	—
2	2.5	2.9	3.4	—	0.4	—
3	2.7	3.4	4.4	—	0.7	—
4	3.0	4.0	5.4	—	1.5	—
5	3.1	4.6	6.1	—	2.1	—
6	4.3	5.5	6.9	—	3.3	—
7	5.6	6.3	7.3	—	5.2	—
8	5.9	6.7	7.8	—	5.4	—
9	6.0	7.1	8.3	—	7.1	—
10	6.5	7.5	8.6	—	8.4	—
11	6.5	7.7	8.9	—	8.4	—
12	6.7	7.8	9.1	6.0	9.0	12.7

TABLE VII
Length and weight data for fish fed on fillet of *Mormyrus*

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.6	2.8	3.0	—	0.4	—
2	3.4	3.6	3.8	—	0.9	—
3	3.8	4.2	4.5	—	1.3	—
4	4.2	4.9	5.2	—	2.2	—
5	5.1	5.6	5.8	—	3.0	—
6	5.3	6.1	6.6	—	3.8	—
7	5.6	6.4	6.8	—	4.4	—
8	5.7	6.8	7.4	—	5.1	—
9	6.0	7.0	7.7	—	5.8	—
10	6.2	7.4	8.1	—	6.6	—
11	6.3	7.6	8.4	—	7.5	—
12	6.7	7.9	8.9	6.0	8.8	12.2

TABLE VIII
Length and weight data for fish fed on *Tilapia* stomach contents.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.1	2.2	2.3	—	0.2	—
2	2.5	2.7	3.0	—	0.3	—
3	3.3	3.7	4.1	—	0.8	—
4	3.5	4.1	4.6	—	1.0	—
5	3.8	4.4	5.1	—	1.3	—
6	4.6	5.2	5.5	—	2.1	—
7	5.2	5.6	6.1	—	2.6	—
8	5.6	6.0	6.6	—	3.1	—
9	6.1	6.4	7.1	—	4.0	—
10	6.5	6.9	7.7	—	4.9	—
11	7.2	7.5	8.5	—	6.3	—
12	7.6	8.1	8.9	7.0	7.7	9.8

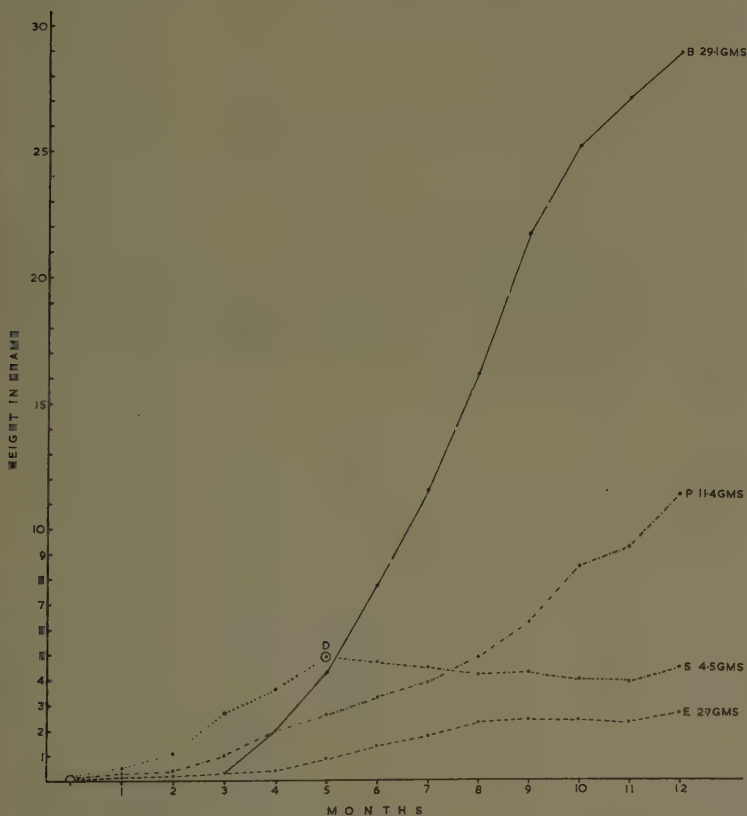
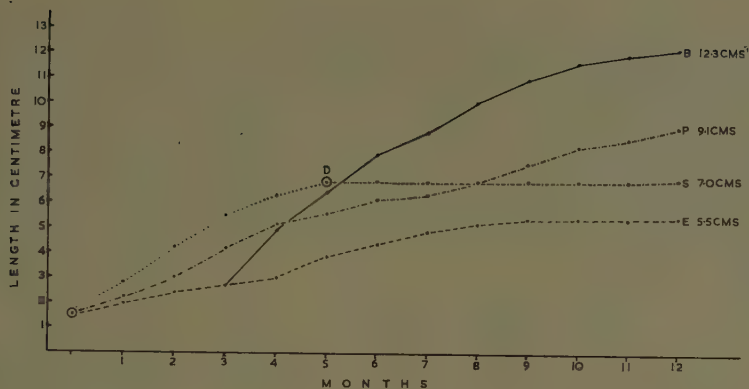


Fig. 3

(a) and (b) Length and weight respectively of *T. esculenta* fed on a mixture of Bemax, prawns, worms and *Chironomus* (B), on prawns (P), *Daphnia* (D), *Spirogyra* (S) and *Euglena* (E).

Euglena for three months and it can be seen how the growth-rate immediately improved after they were fed on B.P.W.C.

The fish fed on prawns did not grow as well as those fed on B.P.W.C. and attained a length of 9.1 cm and a weight of 11.4 g.

Over the first period of five months the fish fed on *Daphnia* showed the best growth of all four groups. They were then fed on *Spirogyra* with the result that they stopped growing and actually lost weight. At the end of the experiment they only reached a length of 7.0 cm and a weight of 4.5 g.

Fish fed on *Euglena* made very poor growth and only attained a length of 5.5 cm and a weight of 2.7 g.

All four groups appeared to be in a healthy condition throughout the experiments, in spite of the fact that those receiving *Spirogyra* and *Euglena* made such poor growth.

Detailed information with respect to these fish is contained in Tables IX, X, XI and XII.

Figures 4 (a) and (b) show the length and weight made over a period of six months by fish fed exclusively on Bemax and the length and weight made over a period of twelve months by fish fed on maize meal. Initially Bemax appeared to be the better food; fish fed on this product reached a length of 7.0 cm and a weight of 5.4 g. in six months but after four months they started to develop abnormally and showed deformations of the head and were flabby and pale in colour. They showed a high mortality rate and after six months all of them had died.

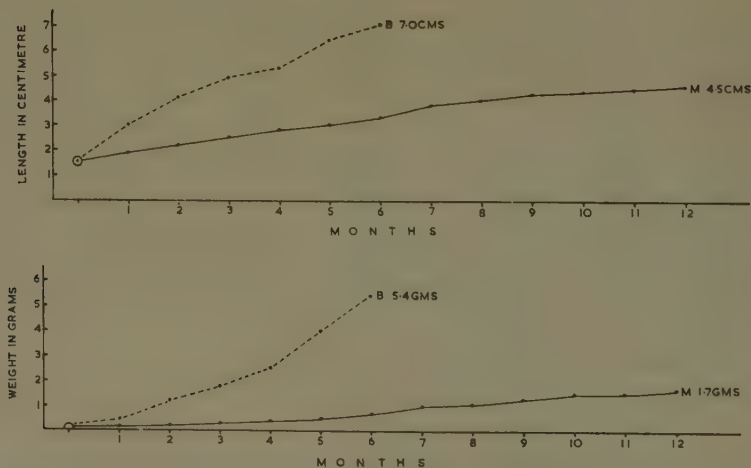


Fig. 4

(a) and (b) Length and weight respectively of *T. esculenta* fed on Bemax (B) and maize meal (M).

TABLE IX

Length and weight data for fish fed on *Euglena* for 3 months and then on Bemax, worms, prawns and larvae of *Chironomus*.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.0	2.0	2.0	—	0.1	—
2	2.0	2.4	2.6	—	0.2	—
3	2.1	2.7	3.1	—	0.3	—
4	4.5	5.0	5.4	—	2.1	—
5	6.0	6.5	7.0	—	4.3	—
6	7.4	8.0	8.8	—	7.7	—
7	8.2	8.9	10.2	—	11.5	—
8	9.2	10.1	11.6	—	16.2	—
9	9.9	11.0	12.9	—	21.8	—
10	10.6	11.7	13.0	—	25.3	—
11	10.8	12.0	13.3	—	27.3	—
12	11.3	12.3	13.7	20.4	29.1	31.5

TABLE X

Length and weight data for fish fed on prawns

Months	Length cm			Weight g.		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	1.7	2.2	2.4	—	0.2	—
2	2.4	3.0	3.3	—	0.3	—
3	3.8	4.2	4.9	—	1.1	—
4	4.7	5.1	5.6	—	2.0	—
5	5.2	5.6	6.0	—	2.6	—
6	5.6	6.2	6.7	—	3.3	—
7	5.9	6.4	7.0	—	3.9	—
8	6.1	6.9	7.7	—	4.9	—
9	6.6	7.6	8.6	—	6.3	—
10	7.1	8.3	9.4	—	8.5	—
11	7.4	8.6	9.5	—	9.3	—
12	8.1	9.1	9.8	9.1	11.4	14.0

TABLE XI

Length and weight data for fish fed on *Daphnia* for 5 months and then on *Spirogyra*

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.7	2.8	3.0	—	0.3	—
2	3.8	4.2	4.5	—	1.1	—
3	4.8	5.5	5.8	—	2.7	—
4	5.6	6.3	6.8	—	3.6	—
5	6.3	6.9	7.8	—	4.9	—
6	6.3	6.9	7.9	—	4.7	—
7	6.3	6.9	7.9	—	4.5	—
8	6.3	6.9	7.9	—	4.2	—
9	6.4	6.9	7.9	—	4.2	—
10	6.4	6.9	7.9	—	4.1	—
11	6.4	6.9	7.9	—	3.9	—
12	6.5	7.0	8.0	3.5	4.5	6.9

TABLE XII

Length and weight data for fish fed on *Euglena*.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.0	2.0	2.0	—	0.1	—
2	2.0	2.4	2.6	—	0.2	—
3	2.1	2.7	3.0	—	0.3	—
4	2.2	3.0	3.4	—	0.4	—
5	3.1	3.9	4.2	—	0.9	—
6	3.4	4.4	4.9	—	1.4	—
7	3.9	4.9	5.5	—	1.8	—
8	4.1	5.2	5.8	—	2.3	—
9	4.4	5.4	6.0	—	2.4	—
10	4.4	5.4	6.0	—	2.4	—
11	4.4	5.4	6.0	—	2.4	—
12	4.6	5.5	6.1	1.5	2.7	3.2

It is of interest to note that *T. zillii* fed exclusively on Bemax for a period of 13 months, only reached a length of 7.0 cm and a weight of 7.7 g. These fish also developed deformations of the head and of the tail as well and had a high mortality rate.

Fish fed on maize meal made very poor growth and only reached a length of 4.5 cm and a weight of 1.7 g after twelve months, which is the poorest result obtained with any of these foods. After three months these fish also developed deformations of the head and tail and their eyes became protruberant.

Detailed information with respect to these fish is contained in Tables XIII and XIV.

Figures 5 (a) and (b) show the growth made over a period of eleven months by fish kept in two live boxes floating on the surface of the lake and almost submerged. For the first week the young fish were kept in the laboratory and fed on Bemax.

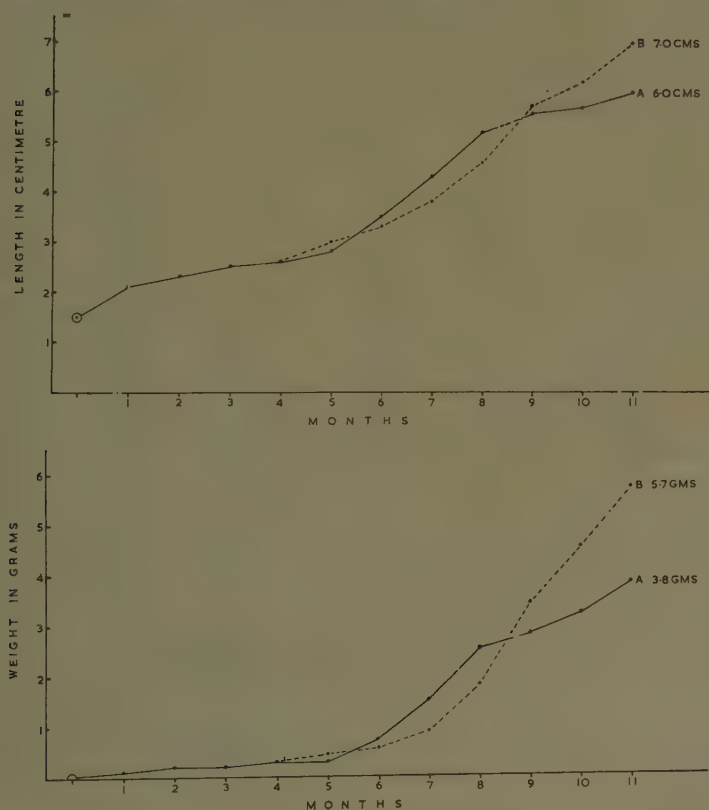


Fig. 5

(a) and (b) Length and weight respectively of *T. esculenta* grown in live boxes with jars (B) and without jars (A).

TABLE XIII
Length and weight data for fish fed on Bemax.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	2.7	3.0	3.2	—	0.4	—
2	3.8	4.1	4.3	—	1.2	—
3	4.2	4.9	5.2	—	1.8	—
4	4.4	5.3	6.0	—	2.5	—
5	5.9	6.4	6.9	—	4.0	—
6	5.9	7.0	8.1	3.2	5.6	8.1

TABLE XIV
Length and weight data for fish fed on maize meal.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	1.9	1.9	1.9	—	0.1	—
2	2.0	2.2	2.6	—	0.2	—
3	2.2	2.5	3.0	—	0.3	—
4	2.4	2.8	3.4	—	0.4	—
5	2.4	3.0	3.6	—	0.5	—
6	2.4	3.3	3.9	—	0.7	—
7	3.1	3.8	4.4	—	1.0	—
8	3.3	4.0	4.6	—	1.1	—
9	3.4	4.2	4.9	—	1.3	—
10	3.5	4.3	5.2	—	1.5	—
11	3.5	4.4	5.2	—	1.5	—
12	3.6	4.5	5.3	0.7	1.7	2.5

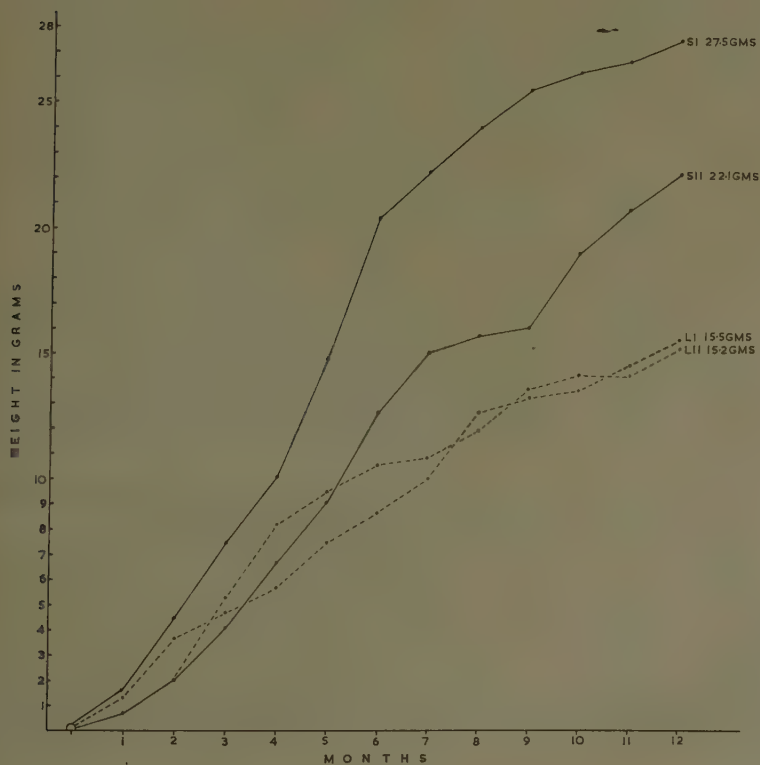
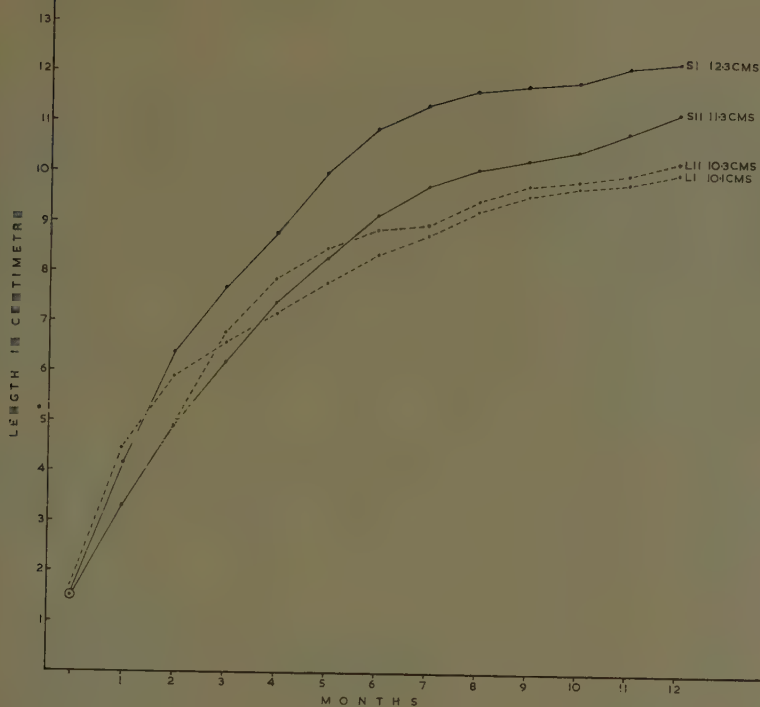


Fig. 6

(a) and (b) Length and weight respectively of *T. esculenta* grown in small aquaria and fed on Bemax, prawns and worms (SI) and on worms alone (S II), in large aquaria on BPW (L I) and on worms alone (L II).

For the first four months the fish lived together in one live box and were then divided into two equal batches; one batch was placed in the box which had two glass jars inserted in the bottom, and the other batch remained in the original box without glass jars. It can be seen that between the third and the eighth month of the experiment a small difference in growth occurred between the two batches. Only after the eighth month did the batch that lived in the live box with jars show a greater increase in growth; they achieved an average length of 7.0 cm and an average weight of 5.7 g. whereas the fish grown in the box without jars reached a length of 6.0 cm and weight of 3.8 g at the end of the experiments.

Although many of the fish were attacked by a fungoid growth, especially those living in the live box with jars, both batches remained in a healthy condition throughout the experiment and the infection disappeared as the fish grew older.

Tables XV and XVI record detailed information on these fish, but the final weight of the smallest and largest individuals is not recorded as both live boxes were stolen after the eleventh month.

Figures 6 (a) and (b) and Tables XVII, XVIII, XIX and XX show the growth made over a period of twelve months by fish fed exclusively on either P.B.W. (a mixture of Bemax, prawns and worms) or worms alone. These figures and tables also show the different growth-rate for fish grown in small aquaria under crowded conditions and the same number of fish grown in larger aquaria. The fish fed on B.P.W. and grown in a small aquarium achieved an average length of 12.3 cm and an average weight of 27.5 g. Fish fed on the same food but grown in a large aquarium made relatively poor growth and attained a length of only 10.1 cm and a weight of 15.5 g.

The fish fed on worms and grown in a small aquarium did not grow as well as those fed on B.P.W. in the same size of aquarium, but they did better than the fish fed on B.P.W. grown in a large aquarium. The batch fed on worms and transferred after two months to the larger aquarium showed some increase in growth during the first three months after they were transferred, but later their growth-rate declined.

All four groups remained in a healthy condition throughout the experiments; clearly growth was better in the small aquaria.

Figures 7 (a) and (b) and Tables XXI and XXII show the growth made over a period of nine months by *T. esculenta* and *T. variabilis*. Both species were fed on a mixture of prawns, worms, Bemax and *Daphnia*. As explained above they were kept in adjacent aquaria where the temperature and light intensity were identical. As can be seen both species grew equally well over the first month but after that *T. esculenta* grew better and by the end of the experiment

TABLE XV

Length and weight data for fish fed on naturel food in a live box with jars.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	1.7	2.1	2.5	—	0.1	—
2	2.1	2.3	2.7	—	0.2	—
3	2.2	2.5	3.1	—	0.2	—
4	2.2	2.6	3.5	—	0.3	—
5	2.4	3.0	3.8	—	0.4	—
6	2.5	3.3	4.4	—	0.6	—
7	2.6	3.8	5.4	—	0.9	—
8	3.2	4.6	6.9	—	1.8	—
9	3.2	5.7	7.7	—	3.4	—
10	4.0	6.2	8.9	—	4.5	—
11	4.6	6.9	9.5	—	5.7	—

TABLE XVI

Length and weight data for fish fed on natural food in a live box without jars.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	1.7	2.1	2.5	—	0.1	—
2	2.1	2.3	2.7	—	0.2	—
3	2.2	2.5	3.1	—	0.2	—
4	2.2	2.6	3.5	—	0.3	—
5	2.3	2.8	3.4	—	0.3	—
6	2.7	3.5	4.7	—	0.7	—
7	3.1	4.3	6.5	—	1.5	—
8	3.6	5.2	7.5	—	2.5	—
9	4.0	5.6	7.7	—	2.8	—
10	4.1	5.7	8.0	—	3.2	—
11	4.5	6.0	8.4	—	3.8	—

TABLE XVII

Length and weight data for fish fed on Bemax, prawns and worms in a small aquarium.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	3.8	4.2	4.9	—	1.3	—
2	5.4	6.4	7.2	—	4.4	—
3	6.5	7.7	8.7	—	7.4	—
4	8.2	8.8	9.3	—	10.0	—
5	9.1	10.0	10.6	—	14.7	—
6	10.0	10.9	11.7	—	20.3	—
7	10.6	11.4	12.1	—	22.2	—
8	11.1	11.7	12.2	—	24.0	—
9	11.2	11.8	12.2	—	25.5	—
10	11.3	11.9	12.3	—	26.2	—
11	11.7	12.2	12.4	—	26.6	—
12	12.2	12.3	12.6	20.7	27.5	29.4

TABLE XVIII

Length and weight data for fish fed on Bemax, prawns, and worms in a large aquarium.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	4.0	4.3	4.2	—	1.4	—
2	5.4	5.9	6.6	—	3.6	—
3	6.0	6.6	7.6	—	4.6	—
4	6.5	7.2	8.1	—	5.6	—
5	6.9	7.8	9.0	—	7.4	—
6	7.0	8.4	9.7	—	8.6	—
7	7.7	8.8	10.2	—	10.0	—
8	8.2	9.5	11.0	—	12.6	—
9	8.2	9.6	11.2	—	13.3	—
10	8.2	9.8	11.5	—	13.5	—
11	8.3	9.9	11.8	—	14.5	—
12	9.0	10.1	11.8	12.0	15.5	21.0

TABLE XIX

Length and weight data for fish fed on worms in a small aquarium.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	3.1	3.2	3.3	—	0.6	—
2	4.6	4.9	5.3	—	1.9	—
3	5.7	6.2	6.8	—	4.1	—
4	6.8	7.3	8.2	—	6.6	—
5	7.5	8.3	8.7	—	9.0	—
6	8.6	9.2	10.5	—	12.6	—
7	9.1	9.8	10.9	—	15.0	—
8	9.5	10.1	11.1	—	15.7	—
9	9.8	10.3	11.2	—	16.2	—
10	9.9	10.5	11.5	—	19.2	—
11	10.0	10.9	12.0	—	20.7	—
12	10.2	11.3	12.6	8.3	22.2	25.4

TABLE XX

Length and weight data for fish fed on worms grown in a small aquarium for 2 months and then transferred to a large aquarium for the remainnig ten months.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.5	—	—	0.04	—
1	3.1	3.2	3.3	—	0.6	—
2	4.6	4.9	5.3	—	1.9	—
3	6.3	6.7	6.9	—	5.2	—
4	7.4	7.8	8.4	—	8.1	—
5	8.0	8.5	9.1	—	9.4	—
6	8.1	8.9	9.5	—	10.5	—
7	8.1	9.0	9.7	—	10.8	—
8	8.1	9.3	10.4	—	11.9	—
9	8.8	9.8	11.2	—	13.5	—
10	8.9	9.9	11.2	—	14.1	—
11	8.9	10.0	11.3	—	14.1	—
12	9.0	10.3	11.5	8.3	15.2	19.8

TABLE XXI

Length and weight data for *T. esculenta* fed on prawns, worms, Bemax and *Daphnia*

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.3	—	—	0.04	—
1	3.0	3.7	3.9	—	0.8	—
2	5.5	5.8	6.6	—	3.0	—
3	7.3	7.4	7.5	—	6.5	—
4	8.0	8.1	8.2	—	8.3	—
5	8.7	8.7	8.7	—	10.4	—
6	9.2	9.3	9.3	—	12.5	—
7	9.9	10.0	10.1	—	15.0	—
8	10.2	10.5	10.8	—	18.3	—
9	11.3	11.3	11.3	—	23.7	—

TABLE XXII

Length and weight data for *T. variabilis* fed on prawns, worms, Bemax and *Daphnia*.

Months	Length cm			Weight g		
	Minimum	Average	Maximum	Minimum	Average	Maximum
0	—	1.3	—	—	0.04	—
1	3.3	3.5	3.7	—	0.7	—
2	4.1	4.5	5.0	—	2.0	—
3	6.0	6.2	6.4	—	3.6	—
4	6.4	6.6	6.9	—	4.5	—
5	6.6	6.8	7.1	—	4.8	—
6	6.7	6.9	7.2	—	4.9	—
7	7.0	7.2	7.6	—	5.8	—
8	7.2	7.6	8.0	—	6.7	—
9	7.5	7.8	8.0	—	7.7	—

TABLE XXIII

Summary of data on the average weight and length attained by *T. esculenta* after twelve months on different foods.

Food	Weight and length after 12 months		Condition factor
	g	cm	
3 months on <i>Euglena</i> , followed by 9 months on Bemax, prawns, worms and larvae of <i>Chironomus</i>	29.1	12.3	1.56
Worms	22.2	11.3	1.54
5 months on beef muscle, followed by 7 months on worms	22.0	10.6	1.85
<i>Mormyrus</i> stomach contents	13.8	9.7	1.51
Liver	12.8	9.4	1.54
Prawns	11.4	9.1	1.51
<i>Tilapia</i> muscle	9.0	7.8	1.89
<i>Mormyrus musche</i>	8.8	7.9	1.78
<i>Tilapia</i> stomach contents	7.7	8.1	1.45
Fed on natural food for 11 months in live box with jars	5.7	7.0	1.66
Beef muscle	5.3	6.6	1.85
Fed on natural food for 11 months in live box without jars	3.8	6.0	1.76
<i>Euglena</i>	2.7	5.5	1.62
Maize meal	1.7	4.5	1.87

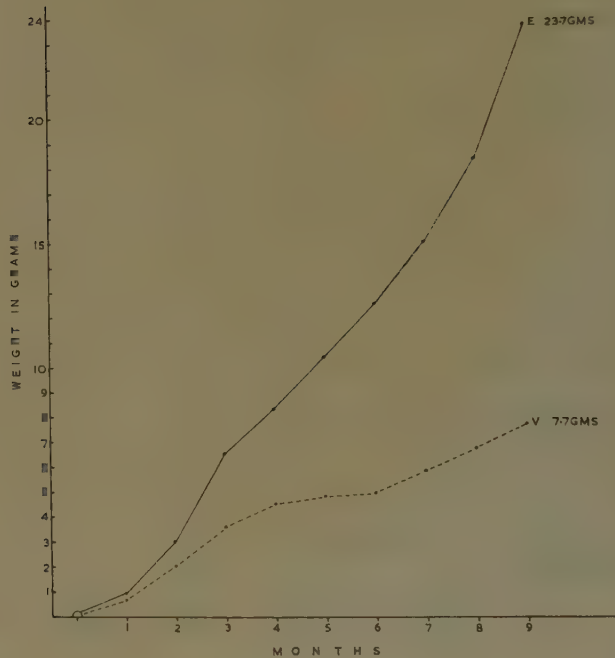
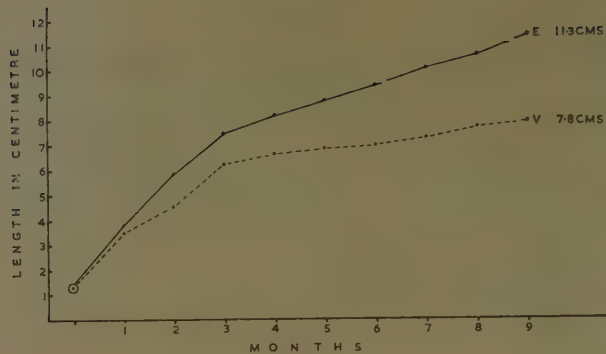


Fig. 7

(a) and (b) Length and weight respectively of *T. esculenta* (E) and *T. variabilis* (V) grown under identical conditions and fed on Bemax, prawns and worms.

their average length was 11.3 cm and their average weight was 23.7 g, whereas the *T. variabilis* made comparatively poor growth and only attained a length of 7.8 cm and a weight of 7.7 g. Both species remained in a healthy condition.

Table XXIII summarizes much of the information derived from these experiments. Results from fish whose diet was changed during the course of the months are excluded from the table. Comparison can be readily be made between the final length and weight achieved on all the foods tested.

The condition factor $\frac{100 \cdot W}{L^3}$ for these fish is recorded in the last column, but it is uncertain whether any conclusions can at present be drawn from these values. However, it is intended to consider the significance of condition factors in later studies.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The relative value of several foods were tested by feeding them to *Tilapia esculenta* fry, all of which were reared from a single batch of eggs.

The best growth was achieved when the fish were given a mixed diet, but certain whole organisms gave nearly as good results. Fish fed exclusively on oligochaete worms grew almost as well as fish fed on a more elaborate diet. For most practical purposes it may be concluded that these worms provide all the essential requirements for good growth; doubtless this is due partly to the fact that their gut contents provide any elements that may be lacking in the tissues of the worms themselves. Further experiments on the effect of temperature and light intensity will be carried out using fish fed mainly on worms.

Fish fed exclusively on certain animal tissues such as beef and *Tilapia* muscle did not grow well and developed abnormally. It is interesting to note that while a similar rate of growth was made by fish fed on *Mormyrus* muscle they developed normally.

A diet composed of algae, including diatoms which are the principal natural food of *Tilapia*, did not give as good results as a diet containing a high proportion of animal protein.

Fish reared in live boxes did not grow nearly as well as fish fed on several of the foods tested under laboratory conditions.

Highly farinaceous foods such as Bemax and maize meal gave poor results.

Some preliminary studies on the effect of crowding indicated that a high population density need not have any deleterious effect on the growth-rate.

It was found that when grown under identical conditions *T. esculenta* grew at approximately three times the rate shown by *T. variabilis*.

APPENDIX

Cultural methods for growing organisms used as food

(1) *Daphnia magna* STRAUSS.

A small teaspoonful of dry winter eggs were sprinkled over the surface of a litre of water contained in a two-litre beaker. The beaker was left out of doors in partial shade. After about ten days the young *Daphnia* started to hatch, they were then transferred to large enamel baths kept out of doors.

The water in these baths was about fifty centimetres deep and was fertilized by adding boiled lake mud. Owing to the peculiar composition of this mud, boiling facilitates the subsequent decomposition of the organic matter contained in it. Unboiled mud will not act as a fertilizer.

Sufficient boiled mud was added to form a layer at the bottom three centimetres deep. The water gradually turned green and algal production reached a peak value in about ten days and then the water began to clear. The young *Daphnia* were added at this stage. If they were added before the water cleared, they did not become established.

Daphnia were also grown successfully in the laboratory in glass aquaria after the water had been fertilized by the addition of boiled lake mud.

Attempts to culture *Daphnia* in galvanized iron baths were unsuccessful.

(ii) *Euglena* sp.

The filtrate obtained from boiled mud was diluted with three times the amount of lake water. This mixture was inoculated with *Euglena* and the culture grown in shallow enamel dishes left out of doors but protected from rain.

(iii) *Chironomus pulcher* WIEDEMAN

The larvae of *Chironomus* grew well in the *Euglena* cultures, but better results were obtained when these larvae were grown in glass bowls half filled with water fertilized with leaves and a small amount of boiled mud. These bowls were left out in the open. The larvae took sixteen days to develop from egg to adult.

The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary canal of Tilapia and Perch

by

G. R. FISH*)

Fish Culture Research Station, Malacca, Malaya.

INTRODUCTION

Research on the growth rate of fish has been greatly stimulated by the increasing interest shown all over the world in fish culture. As growth is intimately bound up with food supply and as most of the fish cultured are herbivorous, much has been published on the effect of organic and inorganic fertilizers on aquatic vegetation (see MORTIMER, 1954, SCHÄPERCLAUS, 1933). A few data are also available on methods of fertilization resulting in the production of a particular type of plankton or vegetation (ALIKUNHI et al., 1955, RONQUILLO & DE JESUS, 1957). Such data are few not only because of the intrinsic difficulties of these studies but also because their importance can not always be appreciated. It is often assumed that what is ingested is also digested but this is not always the case. Sometimes the actual food of the fish may be distinguished, by visual examination or by chemical analysis (FISH, 1955), from the indigestible material that has also been ingested. Frequently, however, this is not possible and so data regarding the properties of the digestive enzymes secreted into the alimentary canal are likely to be of considerable value. A recent summary of this aspect of the literature has been made by BARRINGTON (1954).

*) Present address: Marine Dept. Wellington, New Zealand.

MATERIAL

Preliminary data are presented here regarding the distribution of certain digestive enzymes in the alimentary canal of *Perca fluviatilis* (CUVIER) and *Tilapia mossambica* (Peters). In some cases, comparisons have been made using *Zoarcetes viviparus*, *Salmo trutta*, *Tinca tinca* and *Ctenopharyngodon idellus*. Much of the work was done at the Zoological Department, Nottingham University; it was completed at the Fish Culture Research Station, Malacca, where large numbers of *Tilapia* are cultured. Except for these tropical fish, all specimens were obtained as required from stocks kept by the University. Some *Tilapia* were given by the Zoological Society, London, and the Grass carp (*Ctenopharyngodon*) were imported from Hongkong via Singapore. These two species were kept in Nottingham at a temperature of 24°C. The *Tilapia* were fed on bemax together with small amounts of ox liver and spleen and the carp on lettuce only.

METHODS

The fish were killed by electrocution (FISH, 1959) and the alimentary canal was removed as quickly as possible and cooled in an ice bath. The mesenteric and fatty tissue investing the gut were carefully dissected away. On occasions, the free ends of the alimentary canal were then ligatured and the whole immersed in Bouin's fixative for a few seconds in order to destroy any extraneous enzyme containing tissue adhering to the outer walls of the gut. The surplus fixative was washed away in running water. The gut was separated into four regions: the stomach, the caeca, the upper intestine, which consisted of the first loop following the stomach or caeca, and which is characterised by its greater diameter compared with the lower intestine, which composed the remainder of the gut including the rectum. Each region was slit open, any contents washed out and the inner surfaces gently brushed under a stream of water. The surplus liquid was removed with filter paper and the mucosa carefully scraped off. These scrapings were ground with acetone in a hand tissue-grinder and the suspension evaporated to dryness under reduced pressure. The mesenteric and fatty tissues were treated in a similar way but were also washed with n-butanol and acetone before drying in order to remove most of the fats.

The amount of extracting fluid was regulated according to the weight of the dried tissues available in any one experiment. Usually the proportion was 1 ml to 5 mg. For most experiments the tissues

were extracted with 0.1 M phosphate solutions buffered at pH 7.0. Distilled water was used, however, when digestion in acid media was investigated. The tissues were extracted for a period of about 17 hours at a temperature near 0°C. After centrifuging, the supernatant solutions were tested for enzyme activity by incubating them with a suitable substrate for 2 hours at a temperature of 24°C and then measuring the degree of breakdown of the substrate.

Colorimetric methods were used to estimate the concentration of certain products of the digestion of substrates exposed to enzyme action. Amylase estimations were made using the method described by NOELTING et al. (1948). Proteolytic enzymes were estimated according to ANSON (1938) with Difco haemoglobin as the substrate.

The pH of the small quantities of liquid available was usually measured by means of a Stadie electrode. When the liquid volumes were very small or when the pH in the stomach of a living fish was measured, an insulated platinum electrode was used, coated with quinhydrone, together with a calomel electrode extended by a salt bridge (FISH, 1956).

Qualitative indications of acid production in the stomach were obtained by introducing small volumes of mixed ferrocyanide and ferric ammonium citrate solutions into the stomach with a fine glass pipette. Injection of these solutions into the body cavity was found to be unsatisfactory. The solutions were made up according to FITZGERALD (1911).

A quantitative estimation of the acid produced by the stomach over a period of 24 hours was made by measuring the loss in weight of marble chips inserted into the stomach.

RESULTS

Amylase: The results for perch are shown in figure 1. They indicate that amylolytic activity is limited to the extract from the mesenteric and fatty tissue investing the gut. The reaction of the extracts from the tissues lining the alimentary canal were, in all experiments, close to that found for the substrate control. All the evidence collected here clearly shows that the only source of amylase digestive enzymes in perch is from the connective tissues investing the gut which contain the diffuse pancreas.

The situation for *Tilapia*, see figure 2, is rather more complex than that found in the perch. All the tissue extracts showed a certain amount of activity. In one experiment, an effort was made to collect material from the buccal cavity. Although the tissue scrapings from several fish were pooled only a small amount could be obtained.

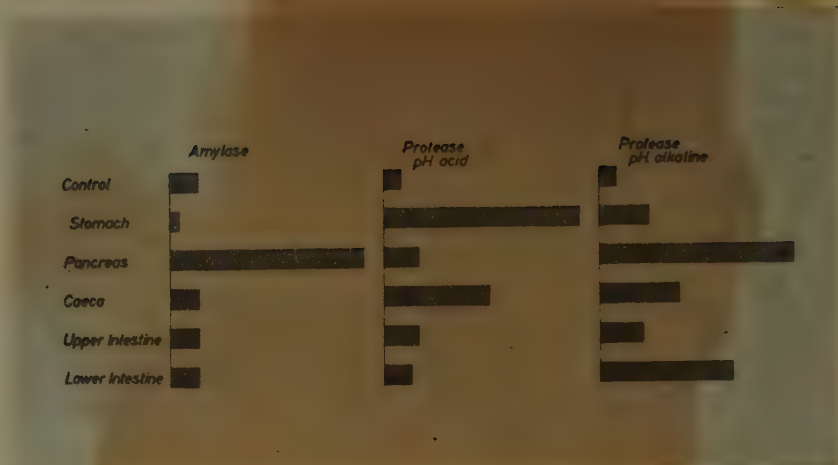


Figure 1. The relative activity of enzymes extracted from the gut of Perch. The estimations are colorimetric using a Spekker absorptiometer and colour filters, Spectrum red (amino acid estimation) and Blue green (reducing sugar estimation).

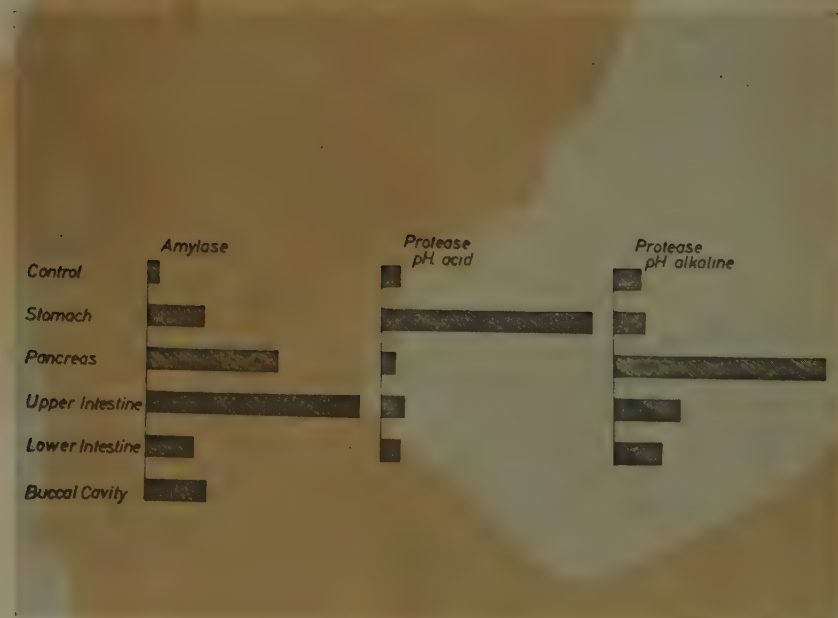


Figure 2. The relative activity of enzymes extracted from the gut of *Tilapia mossambica*.

However, this proved to contain amylase. The enzyme may, of course, have had its source in the stomach and was detected in the mouth as a result of regurgitation. It seems likely, in any case, that digestive processes initiated in the buccal cavity will be unimportant in view of the very small amounts of tissue probably involved (approx. 2 mg per adult fish) compared with that usually obtained from the other parts of the alimentary canal (approx. 20 mg per adult fish). The result is included in figure 2 because it is an interesting although perhaps, an insignificant piece of data. The experimental evidence supports the view that secretions from the pancreatic tissue and those from the anterior intestine are of primary importance in carbohydrate digestion.

Other carbohydrate enzymes in *Tilapia*.

Experiments were made to determine whether any increase in reducing sugars occurred as a result of adding tissue extracts from *Tilapia* to cellulose, cellobiose, dextrin and salicin. All gave a negative result. Direct observation of gut contents of *Tilapia* in Africa and Malaya showed however, that certain species of Blue Green algae (*Spirulina* and *Anabaenopsis*) are digested. According to the review on algae by FRITSCH (1945), cell sheaths of Myxophyceae are very variable in their chemical composition but are often composed largely of pectic substances. An attempt was therefore made to determine whether pectinesterase (pectase) or polygalacturonase was present in *Tilapia* using methods recommended by KERTESZ (1955).

A positive result was obtained in one instance for pectinesterase in the stomach extract but this could not be confirmed in subsequent experiments and no polygalacturonase was detected at all. An active preparation of pectinesterase was obtained in the supernatant derived from centrifuging a salt extract from whole tomatoes. It was noticed that, in experiments involving combinations of the various *Tilapia* tissue extracts and of tomato, a marked increase in viscosity occurred in certain tubes. Subsequent experiments established that at pH 4.0, pectin solution would gel first in tubes containing tomato and stomach extracts (35 mins.) and later in tubes containing tomato and mesenteric or intestinal extracts (80 mins.). Gel formation occurred after a relatively long period (12 hours) using only tomato extract and not at all using any of the *Tilapia* tissue extracts alone. These gels were all readily dissolved by alkali.

The conversion of pectin or pectinic acid to pectic acid, as indicated by the setting of the solution to a gel is noted by ONSLOW (1931) as being catalysed by pectase, an enzyme widely distributed in plants. The above results show that although the enzyme as such, is

probably not present in secretions from the *Tilapia* gut, it is possible that these secretions, especially those from the stomach, may interact with plant tissues in such a way as to promote the formation of pectic acid from suitable substrates. Such pectic acid would, if formed in the stomach, be dissolved subsequently as a result of the rise in pH that occurs in the intestine.

Unfortunately, the difficulties involved in separating the digestible Blue Green algal constituent from a mixed plankton have so far precluded the collection of sufficient amounts of this material for analysis and direct investigation of the conditions under which it is digested in *Tilapia*.

Protease in Acid Media: Results, using material from the perch, show that the extract from the stomach has a far higher capacity for digesting haemoglobin at a low pH than that from any other tissue. Several experiments have been completed and the data all favour the view that the stomach is the main seat of production and activity of pepsin-like enzymes in this species. However, extracts from the caeca usually showed considerable activity. In one experiment, it was noted that the extract made from the lining of the anterior part of the intestine showed a positive protease action. However, the activity of extracts from these tissues was variable and so it is likely that such reactions were caused as a result of the absorption of enzymes from elsewhere by the walls of the alimentary canal.

In *Tilapia*, as in perch, a far more active preparation was obtained from the stomach than from the other tissues examined. In fact, little evidence was obtained of any activity at all from the extracts from the rest of the gut. It seems likely that the vigorous flow of mucus, produced by the feeding mechanism found in these fish (GREENWOOD, 1954), may tend to reduce the absorption of enzymes on the wall of the gut.

Protease in alkaline media: The most active extract obtained from the perch was that from the mesenteric tissues. Although the stomach extract always showed only slight activity, those from the caeca and intestine frequently had an effect on the substrate approaching that of the mesenteric extract. This was particularly marked in the extract from the posterior part of the intestine. The activity here was found to be greater than that obtained using extracts from the caeca and anterior intestine. These data do not favour the view that the enzyme activity found here is a result merely of absorption of pancreatic secretions, although absorption would account for the results obtained from the caeca and anterior intestine.

From the point of view of protein digestion, no evidence was found to show that enzyme material in the extracts required activation by substances contained in extracts from tissues in the other

regions of the gut, for the digestive capacity of the various extracts was not increased by mixing them in various combinations.

In *Tilapia*, as in perch, very active enzyme preparations were obtained from the mesenteric tissues as compared with those from the other tissues. Extracts from stomach tissues had negligible digestive action on the substrate but those from the intestine were rather more active. However, no tendency was found for such activity to increase in the posterior part of the intestine, as was found in the perch.

Comparisons of protease activity between the species: Tissue extracts were made from *Tilapia* and perch. As far as possible, all the operations, i.e. killing the specimens, preparing the tissues, etc., were carried out at the same time. Similar weights of the final dried products were extracted and measurements of protein digestive capacity were made simultaneously using the same substrate. The results are shown in figure 3.

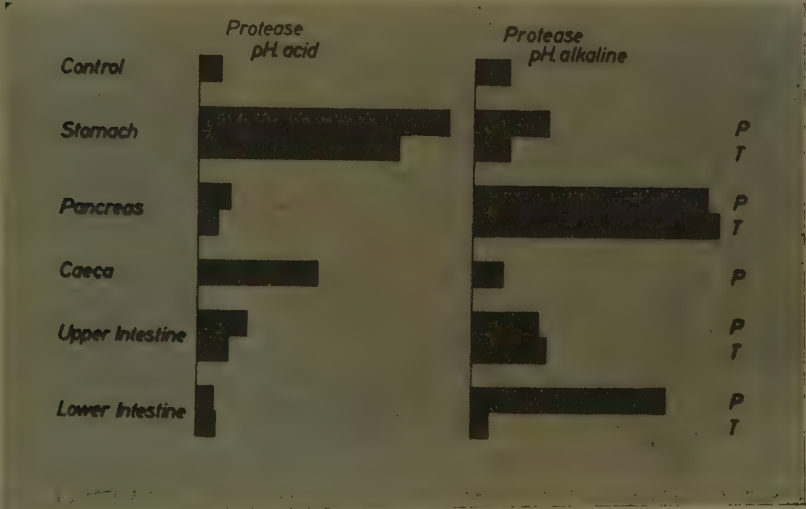


Figure 3. A comparison of the activity of protease enzymes extracted from the gut of *Tilapia* (T) and perch (P).

Most of the differences between the two species, appear to be relatively minor. A slightly less active gastric preparation was obtained from *Tilapia*. The extracts from the mesenteries and the upper intestine showed similar activity as did those from the lower intestine when tested in acid media. A major difference however, was found when the two extracts from the lower intestine were tested at a neutral pH. That from the perch is many times more active than that from *Tilapia*.

pH activation of enzymes: Data are presented here, see figure 4, concerning pH in respect to the gastric and mesenteric proteases of *Tilapia* and perch together with the gastric protease of brown trout which served as a standard. A uniform substrate was used in these experiments but the different tissues extracted were not accurately weighed.

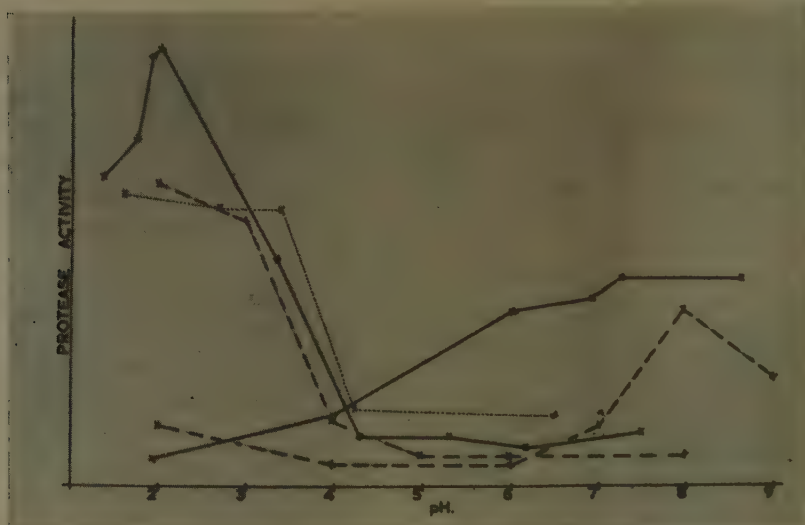


Figure 4. The activity of protease enzymes extracted from the gut of *Tilapia* (solid line), Perch (broken line) and Brown Trout (dotted line) plotted against the pH of the substrate. Extracts from the stomach mucosa show greatest activity below pH 4.0 and those from the intestinal mucosa show greatest activity above pH 6.0.

The evidence from these experiments show that, for gastric enzymes, there is unlikely to be any digestion above a pH of 4.0 and that the optimum pH is around 2.0. Pepsin has been found in the perch to have an optimum activity between pH 1.65—1.8 (HYKES et al., 1934) and a pH optimum near 2.0 has been found in many animals, including fish (VONK, 1941). There seems little doubt that a pepsin is secreted in the stomach of *Tilapia* and perch. The enzymes from the mesenteries of these fish appear to work most efficiently at a pH above 7.0, indicating the presence of a trypsin-like enzyme.

Similar data have been collected for amylase secretions in *Tilapia*, see figure 5. It is clear that the enzymes extracted from the different parts of the alimentary canal are closely related and probably identical. The data concerning the stomach tissues are of interest for

activity is greatly reduced below a pH of 6.0. There would seem to be little opportunity, under natural conditions, for any considerable digestion by this enzyme to proceed in the stomach.

pH of contents of the alimentary canal: The pH of the gut in specimens killed for further examination was usually noted using test papers. The intestinal contents were always found to be alkaline in both perch and *Tilapia*. More precise readings were obtained using a pH meter from 17 *Tilapia* taken from two ponds. The pH in the intestinal loop immediately following the stomach did not vary by more than 0.2 units from that in the following loop and, in all, the readings lay between 8.0 and 8.8.

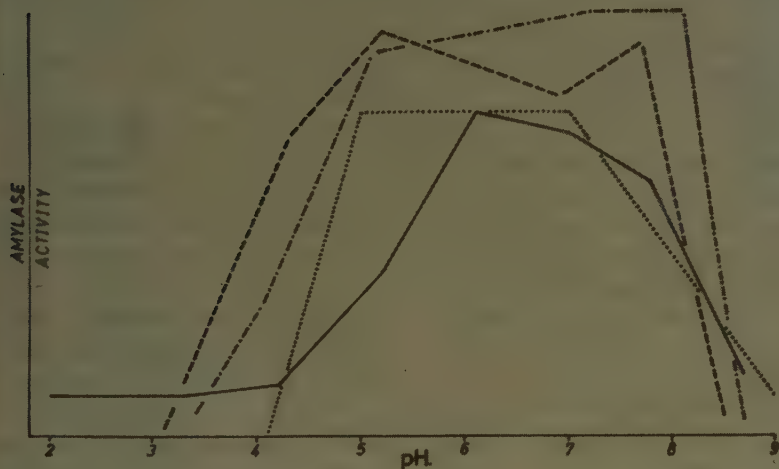


Figure 5. The activity of amylase enzymes from the stomach (solid line), mesenteric tissues (broken line), anterior intestine (broken and dotted line) and posterior intestine (dotted line) of *Tilapia mossambica*.

The pH of the perch stomach contents was usually between 3.0 and 5.0. The higher pH was found during the winter when the water was very cold. Several experiments were made in which the pH of the stomach contents of individual fish was measured at intervals after food had been ingested. The stomach pH of unfed brown trout and perch was occasionally as high as 5.2, but dropped four to five hours after feeding to values between 2.5 and 3.5. Tench and Grass carp are both stomachless species i.e. the cystic duct enters the gut at the distal end of the oesophagus. In these fish, the pH of the anterior

part of the gut was found to vary little, lying between 7.4 and 8.0, regardless of the presence of food. In the case of *Zoarcetes* and *Tilapia*, the pH of the empty stomach was often near 7.0. After the introduction of food into the stomach, the pH changed, sometimes rising to 7.5 or falling to around 5.0. Lower readings were not obtained in these species from specimens collected in the United Kingdom.

Such values were unexpected in the case of *Tilapia*, and a more extensive survey was carried out in Malaya where large numbers of these fish are readily available. Some hundreds of fish were examined. During the early part of this survey, the fish were captured and stored in aquaria for a few days until it was convenient to examine them. In the large majority of cases, the stomach pH was around neutral unless the fish were below a length of 7 cm when the pH was below 4.0 and usually below 3.0. Subsequently, the fish were always tested within an hour or two of being captured from the pond. Under these conditions, the pH of the stomach in all fish, was usually low, rarely being above 4.0 and frequently being below 2.0 with the majority of the readings lying between pH 2.0 and 3.0.

Fish kept in clean aerated water for two months without food, had, when examined, a stomach pH from 5.3 to 6.9. Starvation, not unnaturally, led to a marked reduction in acid secretion. Whether this can account for the high gastric pH values found in fish stored for only a few days is doubtful. It seems more likely that acid secretion is under nervous control and the data above suggest that the production of gastric acid by *Tilapia* is likely to be an indication, at least in the older fish, of the degree of stress to which the fish is subject. This leads, of course, to the possibility that in captivity or under stress due to an unfavourable environment (e.g. unsuitable pond conditions) gastric digestion of proteins may be limited even though adequate food is ingested and this would tend to reduce the growth rate. Such a reduction is often found under these conditions but, so far, it has not been possible to estimate the importance of gastric digestion of protein in the growth of these fish which are mainly herbivorous in their natural environment.

Qualitative evidence as to the amount of acid produced by fish, was sought using potassium ferrocyanide and ferric ammonium citrate which react with hydrochloric acid to produce a voluminous precipitate of Prussian Blue. The mixed reagents were pipetted into the stomach via the mouth. After a period of about 4 hours, the fish were killed and the gut inspected.

Precipitation of Prussian Blue in the perch was limited to the stomach and was not found in any other part of the gut. Evidence that the reagents were present throughout was obtained by irrigating the inner surface of the rectum with dilute hydrochloric acid. A

clearly visible precipitation of Prussian Blue was obtained. It seems, therefore, that acid is produced in the stomach of the perch and not elsewhere in the gut.

A similar experiment was performed using the minnow. On examining the inner surface of the gut, no blue coloration could be seen but it developed when dilute hydrochloric acid was dropped on the tissues. This fish is stomachless and so it is probable that its digestion is wholly alkaline.

Difficulties were encountered when using this technique on *Tilapia*. Negative results were usually obtained from fish confined for a period in aquaria and positive results were usually obtained from fish collected from a pond. On occasions, however, no precipitate was obtained and no reagents detected in the alimentary canal. Conclusive evidence has not been collected but there were indications that the reagents may be rapidly rejected for acidified faecal material turned blue.

An attempt was made to estimate the amount of acid secreted over a period of 24 hours by measuring the decomposition of carbonate.

Marble was selected as a suitable carbonate for it is virtually insoluble in water and is sufficiently hard to be unaffected by any grinding action of the stomach walls. Small, accurately weighed fragments, which had been rounded on a grindstone and thoroughly washed, were gently inserted into the mouth and guided through the oesophagus into the stomach using a glass rod. After a period of 24 hours the fish was killed, the fragments recovered and re-weighed. The carbon dioxide produced as a result of the action of the acid upon the carbonate, usually caused some distension of the intestine. Although the gas was not estimated quantitatively, its presence was a useful indication that there had been some chemical reaction between the carbonate and acid.

Positive results were obtained using this method on specimens of perch. In one experiment, a loss of 8.5 mg of carbonate was recorded and the presence of CO_2 was noted in the intestine. This result indicated that up to 6.2 mg hydrochloric acid was produced by the fish during the 24 hours of the experiment. On another occasion, two marble fragments were inserted. The larger of the two lost 5.6 mg in 24 hours, equivalent to a production of 4.08 mg hydrochloric acid and gas was noted in the intestine. The smaller fragment was recovered from the alimentary canal very close to the rectum. On being weighed, it was found that there had been a negligible loss in weight of less than 0.5 mg. It seems unlikely that this fragment could have remained in the stomach for very long. This result is of interest for it indicates that the prime cause of the loss in weight that occurs from these marble chips is stomach acidity.

Much variability, however, was found in the results from these experiments. Perch which had been starved for some weeks often gave evidence of little gastric acidity. It was found that the addition of salt to the water stimulated acid production only to a slight extent. However, when a small amount of salt solution was pipetted into the stomach a few hours before the insertion of the carbonate, acid production during the following 24 hours caused a loss in weight of the fragment of up to 8.0 mg. These experiments indicate the likelihood that chloride is absorbed much more rapidly from the gut contents than from the external environment of the fish and that, after a period of fasting, chloride may have to be absorbed before gastric secretion of acid is possible.

Similar experiments yielded negative results when using *Zoarcetes*. When using *Tilapia* from aquaria, the maximum loss in weight recorded was 1.2 mg (1 mg HCl.). Difficulties were encountered when working with *Tilapia* owing to the ease with which they seemed able to regurgitate any material inserted into their stomachs. As a result, although many experiments were made, relatively few gave results. The following results were collected from only 20 specimens. On the whole, they are similar to those using perch. Fish, kept previously for a few weeks in a concrete aquarium, decomposed carbonate to the extent of 0.12—0.19 mg/g of fish, in one day. Insufficient data were collected to relate size and acid production but the indications were that the smaller fish produced relatively greater amounts of acid. An increased carbonate loss of up to 0.5 mg/g of fish was obtained when a small amount (1 ml) of salt solution (10 % NaCl) was gently injected into the stomach. Fish, kept in a large live box in a pond, lost from 0.24 to 0.42 mg/g daily. It is possible that less stress was imposed on the fish in the pond and therefore acid production was less restricted as compared to aquarium fish.

DISCUSSION

The data presented here support the view taken by many workers (e.g. see BARRINGTON, 1954) that the nature and relative activity of digestive enzymes present in fish can be correlated with the nature of the food normally taken.

Amylase enzymes are present in both perch and *Tilapia*. *Tilapia*, in its natural habitat, is predominately herbivorous and amylase was detected throughout the alimentary canal with a tendency to increase in amount in the anterior part of the intestine. The presence of an amylase in the stomach tissues is unusual and it is possible that it occurs there as a result of absorption of intestinal enzymes on the

gastric mucosa. However, there was no evidence that other enzymes from the intestine are found in these tissues in *Tilapia*. A brief survey was made of the enzymes present in the alimentary canal of *Zoarcetes viviparus*, using similar techniques. Although amylase was found in the intestine immediately following the stomach, only very slight activity was detected in the stomach tissues. These results are similar to those of MAC KAY (1929) using *Zoarcetes anguillaris*. It seems unlikely therefore, that the present technique allowed serious contamination of one tissue with another. It is of interest, in this connection to note that carbohydrases have also been detected in the stomach of *Mugil* (ISHIDA, 1955). There seems little evidence in the literature of the production of digestive carbohydrases from the alimentary canal anterior to the stomach. Slight activity from extracts of these tissues was found by AL HUSSAINI (1949) in three freshwater fish but he doubted whether this had any digestive significance. SARBAHI (1951), during the course of other investigations, found recamose glands in the mucosa of the oesophagus of *Labeo* spp. and suggested that these might be concerned with the production of carbohydrase. Although he collected no further data in support of this suggestion, the present finding of amylase in the buccal cavity in *Tilapia* is of interest in this connection. However, the actual amounts of buccal amylase found were small and no evidence was discovered to suggest that the amylase in the *Tilapia* stomach is not secreted there.

Many amylases have a wide pH range over which they are active, according to BERNFELD (1955), but no previous records of gastric amylase have been found for fish which secrete gastric acid. The amylases that were obtained from *Tilapia* admittedly have, on the whole, a wide range from pH 5.0 to pH 8.0 of maximum activity. Field evidence from fish in ponds however, show that much lower gastric pH values obtain as a rule and such values must inhibit any amylase activity in the stomach.

Perch, which is not herbivorous like *Tilapia*, appears to have fewer sources of amylase. Amylase, according to the data presented here, occurs in the pancreatic secretions but was not detected elsewhere. Although a similar state of affairs has been reported for elasmobranchs the published data on teleosts show that this enzyme usually occurs in both pancreatic and intestinal secretions (authors quoted by BARRINGTON, 1954, P. 140). However, the reduction in the sources of amylase in perch, a carnivorous omnivore, is carried still further in the case of the predator, *Micropterus*, which secretes no amylase at all (SARBAHI, 1951).

A similar correlation between enzymes produced and natural diet can be found in relation to the sources of protease in *Tilapia* and

perch. The major difference between the two fish lies in the fact that an active protease is produced in the lower part of the intestine of the perch but not in *Tilapia*. AL HUSSAINI (1949), who investigated three species of stomachless fish, *Cyprinus*, *Rutilus* and *Gobio*, found that although the normal diet of these fish ranged from mainly herbivorous (*Cyprinus*) to predominantly carnivorous (*Gobio*), there was active proteolytic enzyme production in the lower part of the intestine in all three species. He concluded that this distribution of enzymes was related to the fact that all these fish were stomachless. This conclusion is supported by that of BEAUVALET (1933) who found that intestinal secretion of protease is not important in fish with stomachs but that such secretions assume considerable importance in stomachless fish. It is difficult to reconcile these views with the present data on the distribution of protease in the perch intestine but, in this species, another factor must be considered in this connection, namely osmoregulation which is discussed below.

The gastric digestion in perch and *Tilapia* is of particular interest in view of the variability of pH found in the stomach under certain conditions. It is clear that, in the case of these two species and possibly in others too, the treatment and condition of the specimens prior to the taking of observations are important factors controlling the gastric pH. The sensitivity of this control appears to differ between them for, in the case of *Tilapia*, the acidity of the stomach was often reduced within a few hours of capture whereas the perch seemed unaffected by aquarium conditions.

The pH in the perch stomach was usually found to be low. The actual amount of acid produced, however, was variable being small in the case of fasting fish even after feeding unless salt was introduced into the stomach. Data collected by KROGH (1937), indicate that perch cannot easily make good the inevitable loss of salt due to osmoregulation, by absorption from the water via the gill surfaces. WIKGREN (1953) concluded from a number of experiments that, on the whole, aquatic animals are mainly dependent for their salt on absorption from food and that, although he showed that perch could absorb salt from an external solution, it was less efficient in this respect than most of the other animals examined. It is likely, therefore, that the osmoregulatory activity of perch may have to be limited during extended periods of fasting, a requirement which could lead to a condition of aestivation that is independent of temperature but, in fact, does occur during the winter months when food is likely to be scarce. When feeding is resumed, it is possible that the reserves of chloride in the fish are so depleted that the secretion of acid is reduced for a period until sufficient salt has been absorbed from the food. During this period, gastric protein digestion must be similarly

limited and the fish is dependent to a correspondingly greater extent upon intestinal protein digestion. To all intents and purposes, perch may behave as a stomachless fish under these conditions and the views of BEAUVALET and AL HUSSAINI concerning the intestinal digestion in such fish are relevant.

The mechanism controlling secretion of gastric acid in *Tilapia* seems to be complex and clearly the data collected are insufficient to do more than indicate that starvation and even a short confinement in aquaria may cause a reduction in secretion and that salt injections into the gut may cause an increase. Under natural conditions, the pH of the stomach was low, most exceptions being females who were carrying eggs in their mouths. The adequate correlation of the results from laboratory experiments with those collected from ponds and lakes must await the collection of further data in the case of both perch and *Tilapia*. The present results do make it apparent, however, that caution must be exercised in interpreting any observations regarding acid production. However, the suggestion may be advanced that the variability found in the pH of the stomach contents of certain fish by other workers may have been caused by aquarium storage. For instance, BAYLISS (1935) published a number of pH values of the stomach contents in plaice. He undoubtedly made use of aquarium tanks but he did not indicate for how long his specimens were stored before use. Although the lowest reading he obtained was 2.4, most of the fish had stomach contents of a pH above 6.0, the highest reading being 7.6. On the other hand, BAYLISS showed that the activity of the gastric proteinase present exhibited a well marked optimum occurring between pH 1.5 and 2.5. As the success of the fish under natural conditions must largely depend on its efficient utilization of food ingested, the above pH readings seem unlikely to be a true reflection of the state of affairs in normal life.

The observation that certain species of the blue green algae, *Spirulina* and *Anabaenopsis*, are easily digested by *Tilapia*, is of particular interest for an enzyme capable of dissolving plant cell walls has only rarely been found in any animal even though a large proportion of them depend directly on plants for food. The data presented here concerning the secretion of carbohydrate enzymes other than amylase are mainly negative. Certain of them do indicate, however, that secretions from the gastric mucosa activate a reaction producing pectic acid from pectin. Although it is known that pectic substances are often among the constituents of the cell wall of the Myxophyceae, the data are too few to decide whether the above reaction plays any significant part in their digestion. It is possible that no specific enzyme is involved and that these cells autolyse, perhaps as a result of the acidity in the stomach of *Tilapia*, for heavy growths of these algae

have only been reported from certain very alkaline lakes. However, *Tilapia* species generally have a wide range of food material for apart from these algae, diatoms, zooplankton, aquatic water phanerogams, photosynthetic bacteria and organic bottom deposits are known to have been utilized successfully by these fish (FISH, 1955). The question as to whether the various *Tilapia* species can secrete a large variety of digestive enzymes or how far digestion of such a wide range of food is accomplished as a result of autolysis or previous mechanical and bacterial breakdown of the material is, as yet, undecided. There is little doubt, though, that further investigations on these lines are likely to be valuable from both a theoretical and an economic point of view.

SUMMARY

Data are presented concerning digestion in *Tilapia mossambica*, *Perca fluviatilis* and certain other fishes. The distribution of proteases and amylases in the alimentary canal in these species has been determined together with their relative activity at different pH levels. The data show that the digestion of carbohydrates is probably more efficient in *Tilapia* which is a herbivore and that digestion of proteins is less so compared with that in perch which is a carnivore. Some factors controlling the secretion of acid into the stomach are examined and the probable action of these factors in nature is discussed. Evidence was found in *Tilapia* of a secretion which may be concerned with its digestion of certain species of Myxophyceae.

ZUSAMMENFASSUNG

Beschrieben werden einige Untersuchungen über die Verdauung von *Tilapia mossambica*, *Perca fluviatilis* und einigen anderen Fischen.

Das Vorkommen von Proteasen und Amylasen im Darmtractus dieser Fische, und die Wirkung dieser Enzymen bei verschiedenem pH wurde untersucht. Es wurde festgestellt, dass die herbivore *Tilapia* wahrscheinlich Kohlenhydrate besser, und Eiweiss weniger gut abbaut als die carnivore *Perca*.

Einige Faktoren, welche Säuresecernierung im Magen beeinflussen und die mögliche Wirkung dieser Faktoren im Leben der Tiere, wurden besprochen.

Es wurden Anweisungen gefunden für eine Sekretion, welche *Tilapia* befähigt bestimmte Myxophyceen-arten zu verdauen.

ACKNOWLEDGMENTS

I am grateful to Dr. C. F. HICKLING (Colonial Office Fisheries Adviser), who originally suggested this work to me, for all arrangements which made it possible for me to collect data both in the United Kingdom and in Malaya.

I wish to thank Professor W. E. J. BARRINGTON and the other members of the staff of the Zoological Department, Nottingham University for laboratory facilities and helpful discussion. Thanks are also due to Mr. R. S. A. BEAUCHAMP, E.A.F.R.O., Jinja, for his detailed and constructive criticism of the drafts preceding this publication and to Dr. K. F. VAAS who has kindly prepared the German summary.

REFERENCES

- AL HUSSAINI, A. H. - 1949 - On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits. *Quart. J. micr. Sci.*, 90, 323—354.
- ALIKUNHI, K. H., CHANDHIVE, H. & RAMACHANDRAN, V. - 1955 - On the Mortality of carp fry in nursery ponds and the role of plankton in their survival and growth. *Indian J. Fish* 11, 257—313.
- ANSON, M. L. - 1938 - The estimation of Pepsin, Trypsin, Papain and Cathepsin with Hemoglobin. *J. Gen. Physiol.* 22, 79—89.
- BARRINGTON, E. J. W. - 1957 - The Physiology of Fishes (Ed. M. E. BROWN) Academic Press Inc., N.Y., 1, 109—161.
- BAYLISS, L. E. - 1935 - Digestion in the plaice (*Pleuronectes platessa*). *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, 20, 73—91.
- BEAUVALET, H. - 1933 - Physiologie de l'hépatopancréas chez quelques téléostéens. *C. R. Soc. Biol., Paris* 113, 242—244.
- BERNFELD, P. - 1955 - Methods in Enzymology. (Ed. Colowick and Kaplan,) Academic Press Inc., N.Y., 1, 153—154.
- FISH, G. R. - 1955 - The Food of Tilapia in East Africa, *Uganda J.* 19, 85—89.
- 1956 - A Salt bridge for micro pH. determinations. *J. Inst. Biol.* 4, 4.
- 1959 - An electric shocking device as a laboratory aid to Fish studies. *Lab. Practice*, 8, 309.
- FITZGERALD, M. P. - 1911 - The Origin of the Hydrochloric acid in the Gastric Tubules. *Proc. Roy. Soc. B.*, 83, 56—93.
- FRITSCH, F. E. - 1945 - The structure and Reproduction of the Algae 2, Cambridge Univ. Press. pp. 939.
- GREENWOOD, P. H. - 1953 - Feeding mechanisms of a cichlid fish, *Tilapia esculenta*, GRAHAM. *Nature, Lond.*, 172, 207—208.
- HYKES, O. V., MAZANEC, J. & SZEZSENYI, L. - 1934 - Contribution à la connaissance des ferments digestifs des poissons. *C. R. Soc. Biol., Paris* 117, 166—168.
- ISHIDA, J. - 1935 - The stomach of *Mugil cephalus* and its digestive enzymes. *Annot. zool. japon.*, 15, 182—189.
- KERTESZ, Z. I. - 1955 - Methods in Enzymology (Ed. COLOWICK and KAPLAN.) Academic Press Inc., N.Y., p. 158—166.

- KROGH, A. - 1937 - Osmotic regulation in freshwater fishes by active absorption of chloride ions. *Z. vergl. Physiol.*, 24, 656—666.
- MACKEY, M. E. - 1929 - The digestive system of the eel-pout (*Zoarces anguillaris*). *Biol. Bull.* 56, 8—23.
- MORTIMER, C. H. - 1954 - Fertilizers in Fish Ponds. *Col. Off. Fish, Pub.* 5, 1—152.
- NOELTING, G. & BERNFELD, P. - 1948 - *Helv. Chim. Acta.* 31, 268, quoted by BERNFELD (ibid).
- ONSLow, M. W. - 1931 - The Principles of Plant Biochemistry Pt. 1. Cambridge Univ. Press. pp. 326.
- RONQUILLO, I. A. AND DE JESUS, A. - 1957 - Notes on growing lab-lab in Bangos Nursery Ponds F.A.O., IPCF., 7th Session, Tech. 8.
- SARBAHI, D. S. - 1951 - Studies of the digestive tracts and the digestive enzymes of the goldfish, *Carassius auratus*, L. and the Largemouth Black Bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede). *Biol. Bull.*, 100, 244—257.
- SCHÄPERCLAUS, W. - 1933 - Textbook of Pond Culture. U.S. Department Interior, Fish and Wild Life service, Fish Leaflet 311, 1—260.
- VONK, H. J. - 1941 - Advances in Enzymology, (Ed. NORD and WERKMAN), Interscience, N.Y. 1, 371.
- WIKGREN, BO-JUNGAR - 1953 - Osmotic Regulation in some aquatic animals with special reference to the influence of temperature. *Acta Zool. Fennica*, 71, 102 pp.

The Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera caught by emergence traps in two streams during 1958

T. GLEDHILL

Freshwater Biological Association, The Ferry House, Ambleside,
Westmorland, England

With 2 figures and 1 table in the text

INTRODUCTION

In an investigation of the life-history of *Ameletus inopinatus* EATON in Whelpside Ghyll (GLEDHILL 1959), two emergence traps were used to find the emergence period. It seemed worthwhile to record the other Ephemeroptera and the Plecoptera and Trichoptera caught so that comparison might be made with the results from similar traps in a stream at lower altitude. Differences in the composition of the populations of the two stations and differences in the emergence period of species fairly abundant in both are discussed, and the data also throw some light on the question of temporal isolation of closely related species that emerge one after the other.

THE STREAMS AND TRAPS

Both streams are small and stony and have been described, the lower one, Ford Wood Beck, by MACAN (1957) and the higher, Whelpside Ghyll, by GLEDHILL (1959). MACAN (1958) found that the highest reading on a maximum and minimum thermometer hidden in Whelpside Ghyll at 2,000 ft (609 m) in 1952 was 15°C. Outgate Beck, a tributary of Ford Wood Beck, reached a maximum of 19°C during the same year. In 1951 and 1953 the maximum in Whelpside Ghyll was 13.9°C, 2.8°C below that of Outgate Beck in 1951. A maximum and minimum thermometer near the mouth of Ford Wood Beck, where the traps were, showed that the maximum temperature always exceeded that at Outgate, the greatest difference

being 2.9°C. The difference between the maxima at the trapping stations in Whelpside Ghyll and Ford Wood Beck is, then, about 5°C.

Two traps were used in each stream, a "pyramid" emergence trap (MUNDIE 1956, fig. 3) and a trap of the floating box type, (MUNDIE 1956, p. 9). The traps in Ford Wood Beck were 146 ft (44.5 m) above sea level and those in Whelpside Ghyll were 2,050 ft (624 m) higher. The "pyramid" traps were identical but the box types had different catching areas, the one in Whelpside Ghyll being smaller (1472 sq. cm) than that in Ford Wood Beck (3,333 sq.cm). The "pyramids" retained their captures, whereas the box-traps did not, a distinct disadvantage, especially when the trap in Whelpside Ghyll could not be visited sometimes for over a fortnight. In Ford Wood Beck the "pyramid" was in operation from 23 March and the box-trap from 12 May, in Whelpside Ghyll the "pyramid" from 22 April and the box-trap from 30 May. The traps in both streams were kept in operation for some time after the capture of the last specimen.

The suitability of emergence traps comes into question when a species list is the objective. During 1958 the traps in Ford Wood Beck yielded 6 of the 11 species of Ephemeroptera, 8 of the 17 species of Plecoptera and 7 of the 19 species of Trichoptera that have been recorded from the same station during seven years trapping. Some species may not be caught because they are scarce, but certain species, numerous as larvae or nymphs, are scarce in, or absent from, the traps, presumably because of their emergence habits. For example, MACKERETH (1957, fig. 1) shows *Nemoura cambrica* as being common, yet in the trapping season of 1953 only one specimen was taken. *Perla bipunctata (carlukiana)*, another common species, has only been taken three times during seven years. Trapping of adults and larval and nymphal collections have been carried out in Ford Wood Beck for seven years whereas, in Whelpside Ghyll, traps have only been used for one year and larval and nymphal collections have been few; consequently species present in Whelpside Ghyll and absent from Ford Wood Beck can be listed with some confidence whereas the reverse is not so.

RESULTS

Fig. 1 and fig. 2 show the number of each species caught by both traps during 1958 in Whelpside Ghyll and Ford Wood Beck respectively. The total number of species caught in the two streams was:

	Ephemeroptera	Plecoptera	Trichoptera
Whelpside Ghyll	4	12	7
Ford Wood Beck	6	8	7

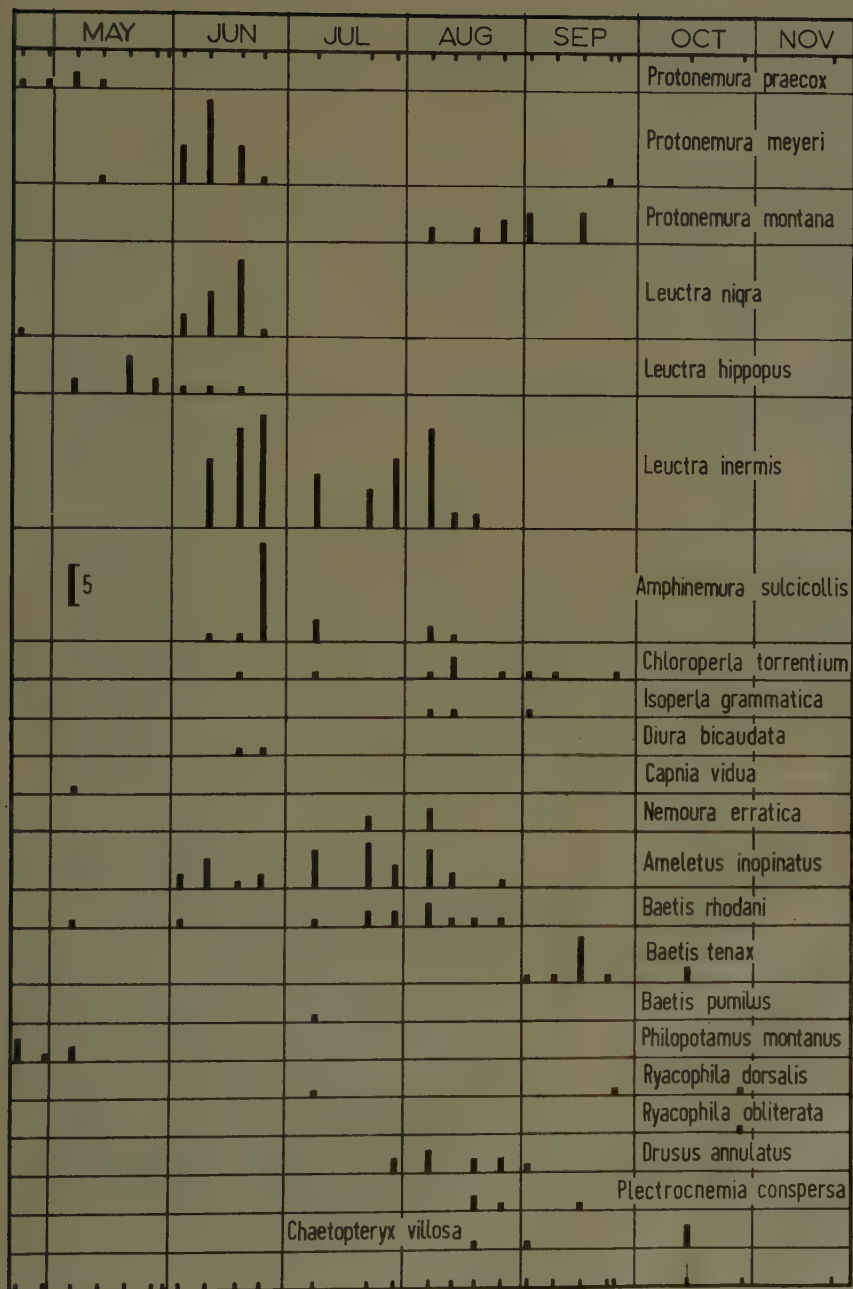


Fig. 1.
The number of each species caught by both traps during 1958 in Whelpside Ghyll.

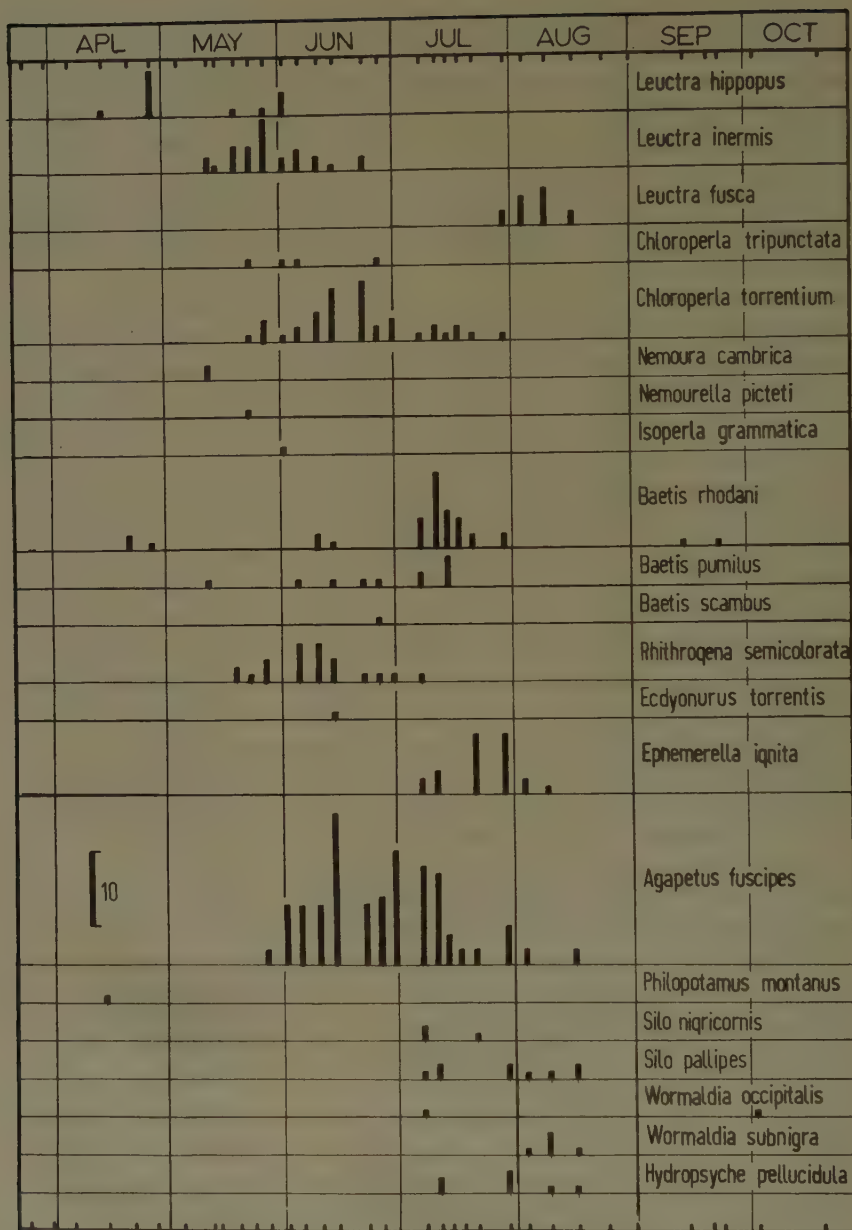


Fig. 2.

The number of each species caught by both traps during 1958 in Ford Wood Beck.

One species of Trichoptera, *Potamophylax latipennis*, caught by the traps in Whelpside Ghyll from 22 July to 9 September, is not shown on fig. 1 because it was not identified until after the figure was completed. Chironomids and other Diptera, although collected, have been ignored in this paper.

Leuctra hippopus, *L. inermis*, *Chloroperla torrentium*, *Isoperla grammatica*, *Bäetis rhodani*, *B. pumilus* and *Philopotamus montanus* were caught from both streams. Other species captured by the traps in Whelpside Ghyll and absent from Ford Wood Beck captures during 1958 have been taken in previous years. The only species never found in Ford Wood Beck are:

Ameletus inopinatus which, except for some records from lochs in the extreme northwest of Scotland, is confined to streams at high altitudes (GLEDHILL 1959).

Bäetis tenax. MACAN (1957), who doubts whether *B. tenax* and *B. vernus* are distinct, does not record either from stony streams or stony rivers and finds them most plentiful in slow rivers with rooted vegetation. It occurs at high altitudes, for KIMMINS (1954) states that it may be found up to at least 1,700 ft (518 m) in the Lake District and WINKLER (1956) records it from brooks at an altitude of 1,000—1,100 m in Czechoslovakia. The distribution of the species is probably like that of *Diura bicaudata* described below.

Protonemura montana has so far been recorded only from Britain and only in small stony streams at high altitudes (HYNES 1958).

Diura bicaudata is an inhabitant of stony streams at altitudes above 1,000 ft (304 m) and of stony lake shores (HYNES 1958). It has not been recorded from lowland streams except on the Isle of Man, where *Perlodes microcephala* (*P. mortoni*) is absent. HYNES (1953) suggests that the inability of *D. bicaudata* to compete with *P. microcephala* in running water at low altitudes may account for its distribution on the mainland. *P. microcephala* is present in Ford Wood Beck and, although absent from collections made above 2,000 ft (609 m) in Whelpside Ghyll, where *D. bicaudata* is common, has been recorded at 1,500 ft (457 m). BRINKHURST (1957) found both species present in the "middle reaches" of a stream in the Spey Valley, Inverness-shire, but only *D. bicaudata* in the "upper reaches", above about 2,250 ft (685 m).

Capnia vidua occurs in small stony streams and is rare, often scarce (HYNES 1958).

Species present in Ford Wood Beck and absent from Whelpside

Ghyll, as explained previously, cannot be listed with confidence. *Paraleptophlebia submarginata*, *Habrophlebia fusca* and *Bäetis scam-bus* have not been taken anywhere in Whelpside Ghyll. *Rhithrogena semicolorata*, *Ephemerella ignita* and *Heptagenia lateralis* are very scarce above 2,000 ft (609 m), and *Ecdyonurus* species have only been taken lower down the stream. *Perlodes microcephala*, *Leuctra fusca* and *Chloroperla tripunctata* have been absent from collections made above 2,000 ft (609 m) by the writer but *P. microcephala* is recorded from lower down the stream (MACAN and MACKERETH, unpublished records). It might be that Whelpside Ghyll is too cold for *L. fusca*, a species which grows during the summer months.

Agapetus fuscipes and *Silo pallipes*, common in Ford Wood Beck, appear to be absent, at least above 2,000 ft (609 m).

The proportion of *Bäetidae* to *Ecdyonuridae* and *Ephemerellidae* is much higher in the Whelpside Ghyll station than in streams at lower altitudes and VERRIER (1953) has noted a similar change.

Worthy of note is the absence, except for *Philopotamus montanus* and *Agapetus fuscipes*, of Trichoptera from the traps in Ford Wood Beck until July and August.

The succession of the *Protonemura* species is shown well in Whelpside Ghyll although the appearance of the single specimen of *P. meyeri* in September, three months after the main emergence, is puzzling. HYNES (1958) states that they may occur as late as September. ILLIES (1952) found a succession of Plecoptera emerging throughout the year although with some overlap. Collecting adults along the banks, he found that at the beginning of an emergence period come males, at the peak both sexes are about equal in number and that at the end there are only spent or ovigerous females, which means that there is therefore complete reproductive isolation. In Ford Wood Beck and Whelpside Ghyll there was a similar succession of *Protonemura* and *Leuctra* species but no such distribution of the sexes (table I), and the species of *Leuctra* except *L. fusca* were not isolated in time.

The emergence period in the two streams of *Leuctra hippopus*, *L. inermis* and *Chloroperla torrentium* is considerably different. *L. inermis* in Ford Wood Beck has a compact emergence period and starts almost a month earlier than in Whelpside Ghyll. In the latter it is more spread out with a suggestion of two peaks. Emergence is beginning in Whelpside Ghyll as it is drawing to a close in Ford Wood Beck. Again, the emergence period of *C. torrentium* in Whelpside Ghyll is longer and begins later than in Ford Wood Beck. Peak emergence is in August in the former and in June in the latter.

What causes this difference? BRINCK (1949) found that hiemal

TABLE I.

Distribution of the sexes during the emergence period of 6 species of Plecoptera caught in emergence traps during 1958.

<i>Protonemura praecox</i>																	
Whelpside Ghyll		1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	♂♂ ♀♀ ++
		-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Protonemura meyeri</i>																	
Whelpside Ghyll		1	4	4	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	♂♂ ♀♀ ++
		-	1	7	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Protonemura montana</i>																	
Whelpside Ghyll		-	1	3	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	♂♂ ♀♀ ++
		2	1	-	4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Leuctra hippopus</i>																	
Whelpside Ghyll		1	4	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	♂♂ ♀♀ ++
		1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ford Wood Beck		1	5	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	♂♂ ♀♀ ++
		-	1	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Leuctra inermis</i>																	
Whelpside Ghyll		3	5	10	3	2	6	6	1	1	-	-	-	-	-	-	♂♂ ♀♀ ++
		6	8	5	4	3	3	7	1	1	-	-	-	-	-	-	
Ford Wood Beck		2	-	3	3	3	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	♂♂ ♀♀ ++
		-	1	1	1	4	1	2	1	1	1	-	-	-	-	-	
<i>Chloroperla torrentium</i>																	
Whelpside Ghyll		1	-	1	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	♂♂ ♀♀ ++
		-	1	-	2	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
Ford Wood Beck		1	2	1	1	4	3	4	1	2	-	1	1	1	1	1	♂♂ ♀♀ ++
		-	1	-	1	-	4	6	1	1	1	1	-	1	-	-	

species, those growing during autumn, winter and spring, with a late emergence period are distinctly affected by climatic conditions. He found that *Brachyptera risi* emerged mainly in May in South Sweden but in the high mountains not until July with the peak in August.

Difference in temperature seems the most likely explanation of the differences in emergence times, but undoubtedly the relationship is not a wholly straightforward one. If it were, there should have been a greater difference in emergence times than has been observed between successive years in Ford Wood Beck. *Leuctra inermis* has emerged from Ford Wood Beck for the past six years during May and June with only about 14 days difference between first emergers during that time and *Chloroperla torrentium*, emerging during May, June and July, has had only about 19 days difference between first emergers. Moreover the latest emergences of these species did not

always occur in the coldest seasons, nor the earliest in the warmest. MACAN (1958, p. 99) contrasting the warm winter of 1956/57 with the cold winter of 1954/55 in Ford Wood Beck, found that by May the warmer season was between 3 and 4 weeks ahead of the colder. Records, however, show that *Leuctra inermis* emerged about 10 days later in 1957 than in 1955. *Chloroperla torrentium* on the other hand did emerge earlier, about 8 days, in 1957. *Leuctra fusca* emerged at almost the same time in the two contrasted years. Although temperature may considerably influence emergence, it is suggested that, if species emerge at, or roughly at, the same time each year, some other factor is controlling emergence.

SUMMARY

1. The captures from emergence traps in a high mountain stream, Whelpside Ghyll, are compared with those from similar traps in a warmer lower stream, Ford Wood Beck.
2. The number of species caught by the Ford Wood Beck traps and the number of species known to inhabit the stream are discussed.
3. In Whelpside Ghyll the traps yielded 4 species of Ephemeroptera, 12 of Plecoptera and 7 of Trichoptera, in Ford Wood Beck, 6 species of Ephemeroptera, 8 of Plecoptera and 7 of Trichoptera.
4. *Leuctra hippopus*, *L. inermis*, *Chloroperla torrentium*, *Isoperla grammatica*, *Bäetis rhodani*, *B. pumilus* and *Philopotamus montanus* were caught from both streams.
5. Species found in Whelpside Ghyll and not in Ford Wood Beck are *Ameletus inopinatus*, *Bäetis tenax*, *Protonemura montana*, *Diura bicaudata* and *Capnia vidua*, of which two are known high-altitude species and one, possibly two, is known also from stony lake shores being kept out of other habitats presumably by competition.
6. The proportion of Bätids to Ecdyonurids and Ephemerellids is higher in the Whelpside Ghyll station than in streams at lower altitudes.
7. There was, in both streams, a succession of *Protonemura* and *Leuctra* species but the *Leuctra* species, except *L. fusca*, were not isolated in time.
8. The distribution of the sexes during the emergence period of 6 species of Plecoptera is shown.
9. There was a considerable difference in the emergence period from the two streams of *Leuctra hippopus*, *L. inermis* and *Chloroperla torrentium*, the emergence period in Ford Wood Beck being earlier and shorter than in Whelpside Ghyll.
10. *Leuctra inermis* has emerged from Ford Wood Beck during six

successive years in May and June with only about 14 days difference between first emergers, and *Chloroperla torrentium*, emerging during May, June and July, has had only about 19 days difference between first emergers during that time.

ZUSAMMENFASSUNG

Schlüpfende Imagines wurden in einem etwa 600 m über dem Meeresspiegel liegenden Bach und in einem zweiten, niedrigeren Bach gefangen. Der Maximum-Temperaturwert war um 5° C höher in dem niedrigeren Bach. Nur in dem höheren Bach kamen *Ameletus inopinatus*, *Baetis tenax*, *Diura bicaudata* und *Capnia vidua* vor. Die Arten, die lediglich in dem niedrigeren Bach gefunden wurden, sind ebenfalls erörtert. Im niedrigeren Bach fand der erstmalige Imagines-Auftritt früher statt und die Flugzeit war kürzer. In den Gattungen *Protonemura* und *Leuctra* folgte eine Reihe von Arten nacheinander, aber die späteste der einen und die früheste der nächsten erschienen zusammen.

ACKNOWLEDGMENTS

I wish to thank Dr T. T. MACAN for the help and encouragement he has given during the preparation of this paper, Mr JOHN LEADER who identified the Trichoptera from the Ford Wood Beck traps and Miss DORA WAPPETT for making the typescript.

REFERENCES

- BRINCK, P. - 1949 - Studies on Swedish stoneflies. *Opusc. ent.* Suppl. 11, 1—250.
- BRINKHURST, R. O. - 1957 - Records of freshwater invertebrates from the Spey valley near Kingussie, Inverness-shire. *Entomologist*, 90, 260—268.
- GLEDHILL, T. - 1959 - The life-history of *Ameletus inopinatus* (Siphonuridae, Ephemeroptera). *Hydrobiologia*, 14, 85—89.
- HYNES, H. B. N. - 1952 - The Plecoptera of the Isle of Man. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A) 27, 71—76.
- HYNES, H. B. N. - 1958 - A key to the adults and nymphs of British stoneflies. *Sci. Publ. Freshwat. biol. Ass.*, No. 17.
- ILLIES, J. - 1952 - Die Plekopteren und das Monardsche Prinzip. *Ber. Limnol. Flussst. Freudenthal*. 3, 53—69.
- KIMMINS, D. E. - 1954 - A revised key to the adults of the British species of Ephemeroptera. *Sci. Publ. Freshwat. biol. Ass.*, No. 15.
- MACAN, T. T. - 1957 - The Ephemeroptera of a stony stream. *J. Anim. Ecol.* 26, 317—342.
- MACAN, T. T. - 1958 - The temperature of a small stony stream. *Hydrobiologia*, 12, 89—106.

- MACKERETH, J. C. - 1957 - Notes on the Plecoptera from a stony stream. *J. Anim. Ecol.* 26, 343—351.
- MUNDIE, J. H. - 1956 - Emergence traps for aquatic insects. *Mitt. int. Ver. Limnol.* 7, 1—13.
- VERRIER, M.-L. - 1953 - Le rhéotropisme et les larves d'Ephémères. *Bull. biol.* 87, 1—33.
- WINKLER, O. - 1956 - On the benthic macrofauna of several brooks in the environments of Horská Kvilda (Sumava-mountains). *Zoologické Listy*, 5, 367—386.

Bibliography

BARTOŠ, Emanuel: Vříšníci — *Rotatoria*. Fauna ČSR, sv. 15. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha 1959. /Str. 969, obr. 162, Kčs. 98.—/. Die Rädertiere — *Rotatoria*. Fauna der ČSR, Bd. 15. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie d. Wissenschaften, Praha 1959 /969 Seiten, 162 Abb., Preis Kčs 98.—/.

Prof. Dr. E. BARTOŠ bereitete sich auf die Abfassung der vorliegenden Monographie der Rädertiere der Tschechoslowakei mehr als zwei Jahrzehnte vor. In der zurückliegenden Zeit publizierte er monographische Bearbeitungen mehrerer Gattungen und auch grösserer systematischen Gruppen, und aus dem Territorium der Tschechoslowakei selbst beschrieb er mehr als 30 für die Wissenschaft neue Arten von Rädertieren.

In der Einleitung wird eine knappe Übersicht über die Historie des Studiums von Rädertieren in der Tschechoslowakei geboten, beginnend mit dem Buche von SCOPOLI „Introductio ad historiam naturalem . . .“ aus dem Jahre 1777. Die eigentliche Arbeit, welcher noch eine systematische Übersicht der in dem Werke bearbeiteten Rädertierarten vorausgeht, ist in einen allgemeinen und einen systematischen Teil, auf welchen das Hauptgewicht gelegt wird, gegliedert.

Im allgemeinen Teile, (\pm 70 Seiten), macht der Autor mit dem äusseren und inneren Bau des Körpers der Rädertiere bekannt. Die Beschreibungen des Aufbaues und der Funktion der Körperorgane und deren Systeme wird ergänzt durch anschauliche Zeichnungen. Der Autor erläutert im Detail namentlich den Bau des Räderorgans und des Kauapparates, dieser vom systematischen Gesichtspunkt aus gesehen sehr wichtigen Organe. In den weiteren Abschnitten werden die Oogenese, die embryonale und postembryonale Entwicklung, die Ökologie, die Phylogenese, die zyklische Entwicklung und sehr kurz die Variabilität der Rädertiere behandelt. Im allgemeinen Teil befindet sich auch ein Abschnitt über die Geschichte der Einordnung der Rädertiere in das System des Tierreichs und über deren Klassifizierung. Für die systematische Klassifizierung der Rädertiere hält sich der Autor an die zuletzt getroffene Einteilung, welche von REMANE (1933) stammt, jedoch nur in groben Wesenszügen: er erkannte, dass es am vorteilhaftesten ist, die Klasse *Rotatoria* in zwei neue Unterklassen zu unterteilen: *Seisona* /mit einer Ordnung *Seisonidea*/ und *Eurotatoria* mit den Überordnungen *Digononta* und *Monogononta*. In die Überordnung *Digononta* gehört eine Ordnung — *Bdelloidea*, während die Überordnung *Monogononta* in drei Ordnungen zerfällt: *Ploima*, *Flosculariacea* und *Collothecacea*. Der Autor hält also die REMANE'sche Ordnung *Bdelloidea* für eine besondere Überordnung *Digononta*, die Ordnung *Monogononta* erhob er zu einer Überordnung, und deren drei Unterordnungen zu Ordnungen.

Im systematischen Teile, (\pm 800 Seiten), verfährt der Autor gemäss dem Systeme. Hinter dem Schlüssel zur Bestimmung der Unterklassen, Überordnungen und Ordnungen folgen die Schlüssel zur Bestimmung der Familien, Gattungen, Arten und in einigen Fällen auch der niedrigeren Kategorien. Die Schlüssel sind klar und die meisten davon wurden vom Autor selbst zusammen-

gestellt, nur die Schlüssel der kleinen Gattungen wurden übernommen 1; grösstenteils mit Modifikationen. Allen systematischen Kategorien geht eine kurze Diagnose voraus. Bei jeder Art oder Form werden die Synonyma angeführt, den grössten Teil nimmt die eigentliche Diagnose ein, dann folgt eine kurze ökologische Bemerkung, ferner die geographische Verbreitung und die Verbreitung in der Tschechoslowakei. In dem Werke führt der Autor 673 Arten und Formen von Rädertieren an, die in der Tschechoslowakei festgestellt wurden. Im ganzen werden jedoch im systematischen Teile 782 Arten und Formen bearbeitet, unter denen auch 109 Arten bzw. Formen eingeschlossen sind, die aus dem Gebiet der ČSR bisher nicht bekannt waren, deren Vorkommen dort aber wahrscheinlich ist. Die Schlüssel und Beschreibungen werden mit anschaulichen Zeichnungen auf Tabellen ergänzt, welche im Text bis auf geringfügige Ausnahmen, in der Nähe der Diagnosen untergebracht sind. Eine grosse Menge der Zeichnungen sind Originale.

Ausser Änderungen in den höheren Taxonen unternahm der Autor bestimmte Anordnungen und Verschiebungen in der Klassifizierung, auch sofern es sich um niedrigere Kategorien handelt, hauptsächlich um Familien, aber auch Gattungen, u. zw. namentlich bei der Ordnung *Ploima*. Im Rahmen der Gattung *Lecane* stellte er eine neue Untergattung auf — *Hemimonostyla* BARTOS, die eine Übergangsuntergattung zwischen den Untergattungen *Lecane* und *Monostyla* darstellt.

Die Bibliographie wird in zwei Gruppen unterteilt. In der ersten Gruppe führt der Autor solche Arbeiten an, in welchen Originalbeschreibungen und Abbildungen von Arten, die im vorliegenden Werke behandelt werden, enthalten sind. Der zweite Teil stellt die gesamte rotatorologische Literatur der Tschechoslowakei dar. Das Buch wird mit Registern von Fachausdrücken, den tschechischen Namen der Rädertiere und mit einem sorgfältig zusammengestellten Verzeichnis der wissenschaftlichen Namen abgeschlossen.

Abschliessend kann gesagt werden, dass die Monographie der tschechoslowakischen Rotatorien der Feder von Prof. Dr. E. BARTOŠ nicht nur ein unentbehrliches Handbuch für die tschechoslowakischen Hydrobiologen wird, sondern auch einen wertvollen Beitrag zur Weltliteratur der Rädertiere bedeutet.

M. VRANOVSKÝ

- MACHADO-CRUZ, J. A. - 1959 - Hepatoxylon trichiuri (Holten 1802) Nota sobre o su aparecimento na costa de Portugal. *Publ. Instit. Zoologia „Dr Aug. Nobre“* Faculd. Ciênc. do Porto N° 65.
- MEMORE DELL' ISTITUTO ITALIANO DI IDROBIOLOGIA DOTT. MARCO DE MARCHI, Vol. X. Edit. Utr. Hoepli Milano. Very important series. In Volume X memoirs of C. C. VITTORIO & L. TONOLLI, K. O. VIETS, G. RAMAZZOTTI, H. M. FOX, V. TONOLLI, M. MIROLLI.
- MANN, K. H. - 1957 - The breeding, growth and age structure of a population of the leech *Hemobdella stagnalis* (L.) *Ź. anim. Ecol.* 26, 171—177.
- MANN, K. H. - 1957 - A study of the population of the leech *Glossiphonia complanata* (L.) *Ź. anim. Ecol.* 26, 99—111.

- NESS, J. C., HELM, W. T. & THREINEN, C. W. - 1957 - Some vital statistics in heavily exploited population of Carp. *J. Wildl. Management* 21, 273—292.
- NESS, J. N. & BUNGE, W. W. - 1956 - An unpublished manuscript of E. A. Birge on the temperature of Lake Mendota; Part I. *Trans. Wisc. Acad. Sci.* 45, 193—238.
- NYGAARD, G. - 1958 - On the productivity of the bottom vegetation in Lake Grane Langsø. *Verh. int. Ver. Limnol.* 13, 144—155.
- OLSEN, S. - 1958 - Phosphate adsorption and isotopic exchange in lake muds. *Verh. int. Ver. Limnol.* 13, 915—922.
- PENNAK, R. W. - 1957 - Species composition of limnetic Zooplankton communities. *Limnology and Oceanography* 2, 222—232.
- PENNAK, R. W. - 1956 - The fresh-water Jellyfish *Craspedacusta* in Colorado, with some remarks on its ecology and morphological degeneration. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 75, 324—331.
- PHILLIPS DALES, R. - 1957 - Pelagic Polychaetes of the Pacific Ocean. *Univ. of California Press* 167 pp. \$ 3.00.
- PREVOT, A. R., THOUVENET, H. & KAISER, P. - 1957 - Etude de douze souches anaérobies pectinolytiques de l'intestin des poissons et des boues d'eau douce et salée. *Ann. Inst. Pasteur* 93, 429—434.
- RØEN, UL. - 1958 - Studies on Freshwater Entomostraca in Greenland I *Artemiopsis stefanssoni* Johansen in Greenland. *Meddel. om Grønland* 159, N° 2—9 pp.
- SCHMITZ, W. - 1955 - Physiographische Aspekte der limnologischen Fließgewässertypen. *Arch. Hydrob. Suppl.* 22, 510—523.
- SCHMITZ, W. - 1957 - Die Bergbach-Zoozönosen und ihre Abgrenzung, dargestellt am Beispiel der oberen Fulda. *Arch. Hydrob.* 53, 465—498.
- SEBESTYEN, OLGA, - 1957 - Quantitative Planktonstudies on lake Balaton VII. Biomass calculation on open water oligotricha Ciliates. *Ann. Inst. biol. Tihany.* Summary 25, 265—266.
- SEBESTYEN, OLGA, - 1958 - Quantitative plankton studies on lake Balaton VIII. Biomass calculation on open water Rotatoria. *Ann. biol. Tihany.* Summary 278—279.
- SEBESTYEN, OLGA, - 1958 - Die dreissigjährige Balaton-See Forschung im biologischen Forschungsinstitut zu Tihany. *Ann. Inst. biol. Tihany. Hungaricae Acad. Scient.* Zusammenfassung, 26—28.
- SEBESTYEN, OLGA, - 1958 - Quantitative and qualitative changes in the Plankton of Lake Balaton. *Verh. int. Ver. Limnol.* 13, 331—338.
- SEBESTYEN, OLGA, - 1958 - Quantitative plankton studies on Lake Balaton IX. A summary of the biomass studies. *Ann. Inst. biol. Tihany* 25, 281—292.
- SEBESTYEN, OLGA, - 1959 - Studie über das organische Sediment im Erosionslitoral des Balatonsees. *Arch. Hydrobiol.* 55, 371—391.
- SKUJA, H. - 1958 - Mycochrysis nov. gen. Vertreterin eines neuen Typus der Kolonienbildung bei den gefärbten Chrysomonaden. *Sv. Bot. Tidskr.* 52, 23—36.
- SKUJA, H. - 1958 - Eine neue vorwiegend sessil oder rhizopodial auftretende synbakteriologische Polytomee aus einem Schwefelgewässer. *Sv. Bot. Tidskr.* 52, 379—390.
- SKUJA, H. - 1958 - Die Pelonemataceae *Desmanthos thiokrenophilum*, ein Vertreter der apochromatischen Blaualgen aus Schwefelquellen. *Sv. Bot. Tidskr.* 52, 437—444.
- SKUJA, H. - 1959 - *Glæococcus bavaricus* n. sp. und *Cœlastrella* n. sp. compacta *Protoplasma* 50, 493—497.

- SLÁDEČEK, VL. - 1958 - A note on the phytoplankton relationship. *Ecology* 39, 547—549l.
- SLÁDEČEK, VL. - 1958 - Die Abhängigkeit des Belebtschlammverfahrens von physikalischen, chemischen und biologischen Faktoren. *Verh. int. Ver. Limnol.* 13, 611—616.
- ŠTEPÁNEK, M. & CHALUPA, J. - 1958 - Limnological Study of the reservoir Sedlice near Želiv II. Biological Part *Sc. Papers Inst. Chem. Technol. Prague* 313—564.
- ŠTEPÁNEK, M. - 1957 - Zur Frage der Art *Diffugia Leidyi* Wailes. *Biologia* 12, 779—784 Bratislava. Zusammenfassung 20 Zeilen.
- STOCK, J. H. - 1958 - On *Choniostoma* and *Heptalobus* (Copepoda Choniostomatidae) *Beaufortia, Amsterdam* Vol. 7. Nr. 80.
- STOUT, J. D. - 1958 - Biological studies of some Tussock Grassland soils. VII Protozoa. *New Zealand J. Agric. Res.* I 974—984.
- TALLING, J. F. - 1957 - The growth of two plankton Diatoms in mixed cultures. *Physiologica plantarum, Lund* 10, 215—223.
- TALLING, J. F. - 1957 - Photosynthetic Characteristics of some freshwater plankton Diatoms in relation to underwater radiation. *The New Phytologist* 56, 29—50.
- TAMAS, G. - 1958 - Mougeotia-Invasion im Plankton des Balatonsees im Herbst des Jahres 1956. *Ann. Inst. Biol. (Tihany) Hungaricae Acad. Scient.* 25, 359—361.
- TAMAS, G. - 1958 - Beiträge zu der Algenflora des Balatonsees I. Steiniges Ufer, Sandiges Ufer, Röhrlicht und künstliches Substrat. *Ann. Inst. Biolog. (Tihany) Hungaricae Academiae Scientiarum* 25, 353—358.
- TAMAS, G. & GELBERT, J. - 1958 - Die Diatomeen und Ciliaten aus dem Aufwuchs der Ufersteine am Ostufer der Halbinsel Tihany. *Ann. Inst. Biol. (Tihany) Hung. Acad. Scient.* 25, 241—250. Deutsche Zusammenfassung.
- THOMAS, R. & CHARDEZ, D. - 1958 - Etude critique de *Trinema Penardi* nom. nov. *Cah. des natural. N.P.* n.s. 14, 101—104.
- URL, W. & E. FELTZMANN, - 1959 - Wärmeresistenz und chemische Resistenz der Grünalge *Glœococcus bavaricus* Skuja. *Protoplasma* 50, 471—482.
- VISSERIJ-NIEUWS - 1959 - Maandblad van de Directie der Visserijen, 's Gravenhage 12de jaargang.
- VAN DER VOO, E. E. & LEENTVAAR, P. - Het Teeselinkven. *De Levende Natuur* 62, 128—136.
- WATER, BODEM, LUCHT - Orgaan van de Nederlandse vereniging tegen water-, bodem- en luchtverontreiniging. 49ste jaargang.
- YUSA, A. - 1957 - The morphology and morphogenesis of the buccan organelles in *Paramœcium* with particular reference to their systematic significance. *J. Protozool.* 4, 128—142.
- ZICKER, E. H., BERGER, K. C. E. & HASLER A. D. - 1956 - Phosphorus Release from Bog Lake Muds. *Limnology and Oceanography* 1, 296—303.

UITGEVERIJ DR. W. JUNK, DEN HAAG
PUBLISHERS-VERLAG-EDITEURS

Biologia et Industria
Biologisch Jaarboek
Coleopterorum Catalogus
Documenta Ophthalmologica
Enzymologia, acta biocatalytica
Flora Neerlandica
Fossilium Catalogus I (Animalia)
Fossilium Catalogus II (Plantae)
Hydrobiologia, acta hydrobiologica,
hydrografica et protistologica
Monographiae Biologicae
Mycopathologia et Mycologia Applicata
Qualitas Plantarum et Materiae
Vegetabiles
Tabulae Biologicae
Vegetatio, acta geobotanica

TABULAE BIOLOGICAE

Editors:

G. BACKMAN, *Lund* - A. FODOR, *Jerusalem* - A. FREY-WYSSLING, *Zürich*
A. C. IVY, *Chicago* - V. J. KONINGSBERGER, *Utrecht* - A. S. PARKES, *London*
A. C. REDFIELD, *Woods Hole, Mass.* - E. J. SLIJPER, *Amsterdam*
H. J. VONK, *Utrecht*

Scope: Constants and Data (with some didactic context) from all parts of biology and border-line sciences, selected and established by competent specialists. Quotations of all the original works for further reference. Text in English, French, German. Headings in the index also in Italian and in Latin.

SPECIAL VOLUMES:

Vol. XIX: CELLULA (4 parts) complete. 1939—1951..... f 148.—
Vol. XXI: DIGESTIO (4 parts) complete. 1946—1954..... f 290.—
part 3/4 Evertebrates (with index) 1954.... f 140.—

CONTENTS

M. TUFFRAU: Révision du genre <i>Euplotes</i> , fondée sur la comparaison des structures superficielles. (<i>Centre des Recherches Hydrobiologiques, Gif-sur-Yvette (S & O)</i>)	1
J. T. SPAAS: Contribution to the Comparative Physiology and Genetics of the European Salmonidae. III. Temperature Resistance at Different Ages. (<i>Kipopo, Elisabethville</i>)	78
A. D. HARRISON, P. KELLER & D. DIMOVIČ, with notes on the diatoms by B. J. CHOLNOKY: Ecological Studies on Olifantsvlei, near Johannesburg. (<i>Nat. Institute for Water Research, Pretoria</i>)	89
C. C. CRIDLAND: Laboratory Experiments on the Growth of <i>Tilapia</i> spp. I. The Value of Various Foods. (<i>East African Fisheries Research Organisation, Jinja, Uganda</i>)	135
G. R. FISH: The Comparative Activity of Some Digestive Enzymes in the Alimentary Canal of <i>Tilapia</i> and Perch. (<i>Fish Culture Research Station, Malacca, Malaya</i>)	161
T. GLEDHILL: The Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera Caught by Emergency Traps in Two Streams during 1958. (<i>Freshwater Biol. Association, Ambleside, Westmorland</i>)	179
Bibliography	189

Prix d'abonnement du tome

fl. holl. 45.—

Subscribers price for the volume

Dutch fl. 45.—

Abonnementspreis pro Band

Holl. fl. 45.—